

Klassen und Ordnungen

des

TIER-REICHS,

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.

Dritter Band. Supplement.

Tunicata (Manteltiere).

Begonnen von

Prof. Dr. Osw. Seeliger.

Zweite Abteilung.

Fortgesetzt von

Dr. G. Neumann
in Dresden-Plauen.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

1., 2. u. 3. Lieferung.

Leipzig.
F. Winter'sche Verlagshandlung.
1909.




P.A.N. Inst. Biol. Dośw. im. M. Nenckiego
Biblioteka
3962

Vierter Abschnitt.

Dritte Klasse:

Die freischwimmenden Tunicaten, Thaliacea.

Erste Ordnung:

Die koloniebildenden Thaliaceen, Synthaliacea.

Erste Familie:

Die Pyrosomen, Pyrosomidae.

I. Allgemeine Körperbeschaffenheit.

1. Der Bau.

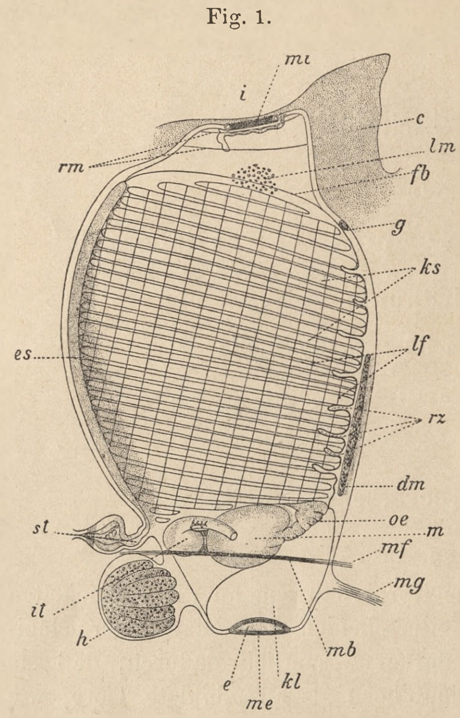
Die Pyrosomen schließen sich im Körperbau eng an die entwickelten festsitzenden Ascidien an. Dagegen unterscheiden sie sich von den pelagischen Ascidienlarven und Appendicularien wesentlich dadurch, daß sie weder in der Jugend, wie die Ascidien, noch als ausgebildete Tiere, wie die Appendicularien, einen Ruderschwanz tragen. Das Homologon desselben erblicken einige Forscher (Salensky) im Eläoblast, einer mesodermalen Zellgruppe des jugendlichen Pyrosomenleibes. Diese Tatsachen haben in den Systemen der Tunicaten oft ihren Ausdruck gefunden. So bezeichnete Bronn die Pyrosomen als Schwimmascidier, Claus als *Ascidiae salpaeformes,* und Gegenbaur stellte sie mit den Ascidien als *Acopa* den Copelaten (Appendicularien) gegenüber. (Vgl. darüber Bronn, III. Bd., Supplement, p. 70 ff.)

Der bilateralsymmetrische Bau des Pyrosomenkörpers wird wie beim Ascidienleib vornehmlich bedingt durch die Ausbildung des Kiemendarms, die Lage des Ganglions und der Peribranchialräume. Die Bauchseite kennzeichnet der Endostyl, das Ganglion die Rückenseite. Die Peribranchialräume breiten sich wie bei Ascidien rechts und links vom Kiemendarm aus, um sich nun aber nicht wie dort dorsal, sondern nach hinten in der Medianlinie des Körpers zur unpaaren Cloake zu vereinigen.

Während daher bei den Ascidien die Egestionsöffnung stets dorsal, der Mund- oder Ingestionsöffnung mehr oder minder genähert erscheint, stehen sich im Pyrosomenleibe stets Mund- und Egestionsöffnung gegenüber; ihre verbindende Achse stellt die Medianlinie des Körpers dar. Darin liegt der auffälligste Unterschied im Bauplan des Ascidienleibes

einerseits und des Pyrosomen-, Doilioliden- und Salpenkörpers andrerseits. Wir werden nicht fehlgehen, wenn wir diese Unterschiede der festsitzenden Lebensweise bei Ascidien und der pelagischen bei Pyrosomen, Dolioliden und Salpen zuschreiben. Es ist immerhin bemerkenswert, daß bei den festsitzenden Larven mancher Molguliden ebenfalls Mund- und Cloacalöffnung nahezu einander gegenüberstehen (vgl. Bronn, Bd. III, Supplement, p. 847), so daß, wie Seeliger meint, diese Larven sich relativ leicht einer pelagischen Lebensweise anpassen könnten. Dieser Zustand besteht jedoch nur bei jungen Larven und wird später durch stärkeres Wachstum der Ventralpartie aufgehoben. Ferner zeigen gerade diejenigen Ascidienformen, welche am vorderen Körperpol festgewachsen sind (*Fungulus*, *Boltenia*, vgl. ebenda, p. 156), die größte Entfernung zwischen Mund- und Egestionsöffnung; sie nähern sich hierin den pelagischen Formen am meisten, während in dem Maße, wie die Festheftungsstelle über die Ventralseite hinweg an das hintere Körperende rückt, die beiden Öffnungen sich nähern und an das entgegengesetzte vordere Körperende rücken (*Ciona*).

Fig. 1.



Pyrosoma atlanticum. (Nach Seeliger) *c* = äußerer Cellulosemantel; *dm* = dorsale Mesenchymzellengruppe (blutbildendes (Organ); *e* = Egestionsöffnung; *es* = Endostyl; *fb* = Flimmerbogen; *g* = Ganglion; *h* = Hoden; *i* = Ingestionsöffnung; *it* = Intestinum; *kl* = Cloake; *ks* = Kiemenspalten; *lf* = Längsfalten des Kiemendarms; *lm* = Leuchtorgan; *m* = Magen; *mb* = Cloacalmuskel; *me* = Muskel der Egestionsöffnung; *mg* = Mantelgefäß; *mi* = Muskel der Ingestionsöffnung; *oe* = Oesophagus; *rm* = Ringmuskelzüge; *rz* = Rückenzapfen; *st* = Stolo.

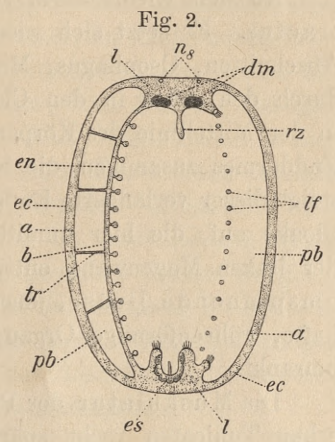
Der Pyrosomenkörper ist eingehüllt in einen dicken Cellulosemantel, der ein Produkt des ectodermalen Hautepithels darstellt, aber auch ausgewanderte Mesodermzellen enthält. Wie bei den Ascidien bleibt der schützende Mantel zeitlebens mit dem Tiere fest verbunden, nur in nicht mehr lebenskräftigen Stöcken lockert sich der Zusammenhang zwischen beiden, und nach dem Tode entfallen die meisten Tiere dem gemeinsamen Mantel, in welchem sich dann, wie oft beobachtet wurde, Phronimiden einnisten.

Unter dem Cellulosemantel liegt das einschichtige ectodermale Hautepithel, welches, wie erwähnt, die homogene Grundsubstanz des Mantels secerniert.

Das centrale Nervensystem liegt als länglichrundes Ganglion an der Rückenseite des Vorderkörpers, in der Höhe der ersten Kiemenspalten. An seiner Ventralseite ist mit ihm die Flimmergrube oder Hypophysis verbunden, die als feiner Kanal, hinten blind geschlossen endigend, vorn etwas erweitert, in den Kiemendarm mündet. An der hintern Ventralwand der Flimmergrube wieder schließt sich ein kleines, kugeliges Zellgebilde an, die sogenannte Subneuraldrüse, welche der Neural- oder Hypophysisdrüse der Ascidien homolog ist.

Das umfangreichste Organ des Rumpfes ist das Darmsystem. Es gliedert sich in Kiemendarm und Verdauungstractus. Die beiden seitlichen Wände des ersteren sind von zahlreichen, meist dorsoventral gestellten Kiemenspalten durchbrochen, welche dem Atemwasser den Durchtritt nach den darüberliegenden Peribranchialräumen gestatten. Die Spalten entstehen als selbständige Perforationen der entodermalen Kiemendarm- und ectodermalen Innenwand der Peribranchialräume und erleiden normalerweise im Gegensatz zu den Kiemenspalten der meisten Ascidien keine Zerlegung in sekundäre Spaltenreihen durch Quer- oder Längsteilung. Eine jede Spalte entspricht daher einem Protostigma der Appendicularien und Ascidien, ein Verhalten, welches u. a. Damas (1904) veranlaßte, die Pyrosomen mit den Dolioliden und einigen Ascidien als *Polyprostigmata* zu vereinigen. Auch Garstang (1895) verwertete diese Tatsache systematisch (vgl. Bronn, III. Bd., Supplement, p. 1062 ff.).

Fig. 2.



Schematischer Querschnitt durch ein *Pyrosoma* in der Region des Kiemenkorbes. (Nach Seeliger.) Auf der linken Seite der Figur hat der Schnitt ein Quergefäß der ganzen Länge nach durchschnitten, auf der rechten geht er genau durch eine Kiemenspalte. *a* = äußere Wand des Peribranchialraumes; *b* = innere Wand des Peribranchialraumes; *dm* = dorsale Mesenchymzellengruppe; *ec* = ectodermales Hautepithel; *en* = Entodermepithel des Kiemendarmes; *es* = Endostyl; *lf* = Längsfalten des Kiemendarmes; *l* = primäre Leibeshöhle; *n* = Nerv; *pb* = Peribranchialräume; *rz* = Rückenzapfen; *tr* = Trabekel des Peribranchialraums.

Eine Komplizierung im Aufbau erfahren die Kiemendarmwände nur dadurch, daß sie eine Anzahl quer zu den Spalten verlaufender Falten, sogenannte Längsgefäße, zur Ausbildung bringen, die das gitterförmige Aussehen des Kiemenkorbes hervorrufen. Die dorsale Wand des Kiemendarmes ist immer mit einer Reihe fingerförmiger Erhebungen, den sogenannten Rückenzapfen, ausgestattet; die ventrale dagegen zu dem komplizierten Endostyl umgebildet, zu welchem von der Flimmergrube her das Flimmerband herabführt. Der gemeinsame unpaare Ausführgang der seitlich dem Kiemendarm aufliegenden Peribranchialräume wird als

Cloacalhöhle oder Cloake bezeichnet. Sie variiert in Form und Größe bei den einzelnen Arten beträchtlich; sie erscheint entweder kurz und breit (*P. atlanticum*, *aherniosum*, *verticillatum*, *Agassizi*) oder lang röhrenförmig ausgezogen (*P. giganteum*, *spinosum*, *operculatum*). Dasselbe gilt von dem Schlundrohr, dem nicht von Kiemenspalten durchbrochenen vorderen Teile des Kiemendarmes. Es erhebt sich bei einigen Arten (*P. giganteum*, *aherniosum*, *ovatum*) schornsteinförmig aus dem Körper, während es bei anderen Formen (*P. atlanticum*, *verticillatum*, *spinosum*, *Agassizi*, *operculatum*) kurz abgestutzt ist.

An den Kiemendarm schließt sich nach hinten der Verdauungstractus. Er setzt sich wieder aus drei scharf voneinander gegliederten Abschnitten, Ösophagus, Magen und Enddarm, zusammen und mündet durch den After in den Cloacalraum. Mit der Lage der Cloacalhöhle in der Mittellinie des Körpers hängt die relativ geringe Entwickelung des Enddarmes zusammen, die beim Vergleich mit den Ascidien auffällt. Dort steigt dieser verlängerte Endabschnitt des Verdauungstractus in die dorsale Cloake auf, die hier unmittelbar hinter ihm beginnt. Am unteren Teil der linken Magenwand entspringt auch bei den Pyrosomen eine darmumspinnende Drüse, jenes in seiner physiologischen Bedeutung rätselhafte, röhrenförmige Organ, das mit reicher Verästelung den Enddarm umrankt.

Die Muskulatur der Pyrosomen ist im Vergleich zu anderen pelagischen Tunicaten recht spärlich entwickelt. Die Mund- und Egestionsöffnung wird von je einem Ringmuskel umschlossen (vgl. Textfig. 1). Bei einigen Arten (*P. spinosum* und *Agassizi*) erscheint der Sphincter der Ingestionsöffnung in eine Anzahl feiner Muskelfäden aufgelöst (Taf. II, Fig. 1). Ferner liegt ein sogenannter Cloakenmuskel konstant in der primären Leibeshöhle rechts und links von der Cloake. Er bildet keinen geschlossenen Sphincter, sondern zwei getrennte Muskelbänder, die sich in die sogenannten Mantelfaserzüge fortsetzen, durch welche sämtliche Tiere eines Stockes in Verbindung stehen. Wieder die genannten zwei Arten, *P. spinosum* und *Agassizi*, machen in der Lage des Cloacalmuskels eine bemerkenswerte Ausnahme: Wir finden ihn mitten auf dem Körper, in der Leibeshöhle über den Peribranchialräumen gelegen (Taf. II, Fig. 1). Außerdem besitzen nur diese beiden Formen zwischen Mundöffnung und Endostyl ein Bündel feiner Muskelfäden, welche divergierend auf den Vorderkörper übertreten, und sodann ein zweites laterales System ventral vor dem Ganglion, dessen Fasern ebenfalls auf der vorderen Körperhälfte sich ausbreiten. Bei *P. spinosum* stehen dann die Fäden des Mundsphincters, der ebengenannten zwei Muskelgruppen und der Cloacalmuskel untereinander in Verbindung. Die Ausbildung eines so extravaganten Muskelapparates könnte bei *P. spinosum* mit der riesigen Größe der Kolonie (bis 4 m) in Verbindung gebracht werden.

Auf der Rückenseite, etwa im Bereich der hinteren Hälfte des Kiemen-

darmes, liegt bei allen Formen ein länglicher, zweiteiliger Mesenchymzellenhaufen, der als „blutbildendes Organ" angesehen wird.

Je ein flacher, linsenförmiger Zellenhaufen läßt sich ferner jederseits von der Mittellinie des Körpers vor den ersten Kiemenspalten beobachten. Es sind die von Panceri (1872) als Leuchtorgane erkannten Bildungen.

Die Pyrosomen sind Hermaphroditen. Der Geschlechtsapparat liegt ventral vom Verdauungstractus in der primären Leibeshöhle, die Außenwand derselben meist buckelförmig hervortreibend. Der Hoden setzt sich meist aus einer größeren Anzahl finger- oder tentakelförmiger Hodenläppchen zusammen, welche, an ihrem ventralen Ende miteinander verbunden, durch Vasa efferentia in einen ampullenförmig erweiterten Abschnitt des Samenleiters münden, worauf dieser, etwa **S**-förmig gebogen, links hinter dem Oviduct in die Cloake tritt. Das Ovar, rechts seitlich vom Hoden gelegen, stellt ein meist rundes Bläschen dar, welches ebenfalls neben dem Samenleiter in den Cloacalraum mündet. Hinsichtlich der Reife von Hoden und Ovar herrschen nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern auch zwischen verschiedenen Stöcken derselben Species beträchtliche Verschiedenheiten. Selbstbefruchtung ist in manchen Fällen sehr wahrscheinlich. Der Embryo durchläuft seine Entwickelung bei einigen Arten (*P. atlanticum, giganteum, operculatum*) in der Cloacalhöhle, bei anderen (*P verticillatum, aherniosum*) im rechten Peribranchialraum.

2. Form und Größe.

Die Grundform des Pyrosomenleibes ist ein seitlich zusammengedrückter Zylinder von elliptischem Querschnitt und verjüngten, offenen Enden (Textfig. 2). Bei den meisten entwickelten Tieren ist die Medianlinie, welche die beiden Körperöffnungen verbindet, die längere Achse, der dorsoventrale Durchmesser dagegen die kürzere. Jüngere Tiere dagegen, so z. B. regelmäßig die vier jungen Primärascidiozooide der Kolonie, bei denen Schlundrohr und Cloake noch wenig entwickelt sind, zeigen die größte Ausdehnung in dorsoventraler Richtung. Dasselbe gilt für die ausgebildeten Tiere von *P. Agassizi*, die deshalb geradezu an *Anchinia* erinnern. Mit zunehmendem Alter erfolgt das Wachstum besonders in der Richtung der beiden Körperöffnungen, so daß Formen, deren jüngere Individuen, von der Seite betrachtet, oft nahezu kreisförmig erscheinen, im Alter in jener Richtung gestreckt erscheinen. Einmal bedingt nämlich das fortgesetzte Anschießen von Kiemenspalten an beiden Enden des Kiemendarmes eine Verlängerung des Rumpfes, und sodann bringt besonders das Auswachsen des Schlundrohres und der Cloakenhöhle die mediane Längserstreckung hervor. Außerordentlich lang schlotförmig ausgezogen erscheint das Schlundrohr bei *P. ovatum*; es erreicht fast das Dreifache des übrigen Körperabschnittes. Ansehnlich entwickelt ist es auch bei *P. giganteum* und *aherniosum*. Lang röhrenförmige Cloaken be-

sitzen *P. giganteum*, *operculatum*, besonders aber *P. spinosum*, bei welchem dieses Rohr $^2/_5$ des übrigen, sehr lang ausgezogenen Rumpfes beträgt.

Die ventrale Begrenzungslinie des Körpers wird durch den Endostyl bestimmt. Er ist entweder fast gerade gestreckt (*P. spinosum* [Taf. II, Fig. 1], *operculatum*) oder ventral mäßig konvex vorgewölbt (Textfig. 1) (*P. atlanticum*, *giganteum*, *verticillatum*, *ovatum*) oder sehr stark bauchwärts geschwungen und nach hinten aufsteigend wie bei *P. Agassizi* und *triangulum*. Auch die Dorsalfläche kann mehr oder minder geradegestreckt oder vom Schlundrohr stark aufwärts gewölbt sein, wie bei den letzten beiden Arten.

Modifizierend auf das körperliche Bild wirkt endlich der Mantel ein, und zwar ganz besonders im Bereich des Schlundrohres, indem derselbe in lanzettlichen Fortsätzen das letztere scheinbar verlängert (*P. atlanticum*, *giganteum*), krater- oder trichterförmig am Ende umwallt (*P. aherniosum*, *ovatum*, Taf. II, Fig. 4); oder indem ein ventraler Dorn aus Mantelgallerte die Öffnung bewehrt (*P. Agassizi*, *spinosum*; Taf. II, Fig. 1).

Was die Größe der Einzeltiere des Pyrosomenstockes anlangt, so zählen sie zweifellos zu den größeren pelagischen Formen. Die größte Art repräsentiert das vom Talisman zuerst bekannt gewordene *P. spinosum* mit einer Gesamtlänge von 18 mm, wovon allein etwa 11 mm auf den Rumpf, 7 mm auf die Cloacalhöhle kommen. Dieser Form am nächsten steht *P. giganteum*. Es erreicht mit Schlundrohr und Cloake ebenfalls eine Länge von 18 mm. Die genannten Maße werden allerdings von einzelnen alten Tieren von *P. ovatum* mit 19 mm Länge überschritten, allein davon entfallen etwa $^3/_4$ auf das enorm verlängerte Schlundrohr, so daß auf den Rumpfabschnitt nur etwa 5 mm kommen. Die meisten Arten sind dagegen nur etwa 4—5 mm lang. Die kleinste Form stellt *P. minimum* dar, eine nur in einem Exemplar auf der Plankton-expedition gefangene und daher unsichere Art, mit einer Gesamtlänge von nur 1,2—1,4 mm.

3. Die Farbe.

Die Pyrosomen gehören nicht zu den pelagischen Tierformen, welche durch lebhafte Pigmentfärbungen die Aufmerksamkeit auf sich lenken; sie fesseln vielmehr das Auge des Beobachters durch intensives phosphoriches Leuchten. Immerhin fehlen diesen Tieren doch die im Tunicatenstamme so weit verbreiteten Pigmente nicht ganz. Es liegt die Vermutung nahe, daß eine sorgfältigere Beobachtung der lebenden Tiere auch eine viel reichere Färbung ergeben wird, als zurzeit bekannt ist, da ja durch Alkohol und manche andere Konservierungsmittel die Farbstoffe oft vollkommen aufgelöst werden. Nach meinen Beobachtungen bleiben die Pigmente bei Pyrosomen am besten bei Konservierung mit Formol und Flemmingscher Flüssigkeit erhalten. Auch die mit Sublimat behandelten Tiere zeigten regelmäßig noch die körnigen Pigmentanhäufungen als schwarze Massen, die Farbe selbst aber fehlte meist.

Stets pigmentiert ist das sogenannte Auge der Pyrosomen, wennschon aus den angegebenen Gründen auch hier der Farbstoff sich oft nicht mehr nachweisen läßt (siehe unten).

Ferner scheint es, daß der Ösophagus wohl der meisten Arten mehr oder weniger stark pigmentiert ist. Schon Lesueur (1815) ist bei *Pyrosoma giganteum* die karminrote Färbung desselben aufgefallen. Wie Seeliger (1895) berichtet, erscheint dieser Teil beim lebenden Tiere prächtig braun und rot gefärbt. Nach Vogt (1848) erweist sich der ganze Darmtractus gelb gefärbt. Damit würden auch die Beobachtungen von Keferstein und Ehlers (1861) übereinstimmen. Sie fanden ebenfalls im ganzen Verdauungstractus karminrote Pigmente vor, die im Ösophagus besonders dicht nebeneinander lagerten. Bonnier und Perez (1902) berichten von *P. spinosum* (das sie fälschlicherweise *P. indicum* benennen): „Les ascidiozoïtes étaient d'un beau rouge vif.“ An den lebenden Pyrosomen der Deutschen Tiefsee-Expedition beobachte Chun wiederholt „rote Nucleoli“. Wie die Untersuchung der konservierten Tiere ergab, bezogen sich diese Beobachtungen auf *P. Agassizi* und auf ein 5 cm langes Stöckchen von *P. atlanticum*. Bei beiden Arten erscheint der Ösophagus mit Pigment reich ausgestattet, dessen Farbe allerdings (bei Sublimatkonservierung) nicht mehr festzustellen war (Taf. I, Fig. 1). Eine kleine Pigmentanhäufung findet sich bei *P. Agassizi* außerdem meist am Magengrunde und auf der proximalen Seite des pylorusartigen Verbindungsstückes zwischen Magen und Enddarm (in der Figur nicht sichtbar). Hinzugefügt sei endlich, daß auch der Ösophagus von *P. aherniosum* Pigmente aufweist.

Bei einigen Arten zeigt auch der Hoden solche. Dahin gehören, soweit festgestellt, *P. aherniosum, ovatum, atlanticum* und *giganteum*. Bei *P. aherniosum* konnte Seeliger (1895, p. 39) Pigmentzellen auch im Mesenchym des hinteren Körperabschnittes nachweisen. „Diese Pigmentzellen liegen zum Teil dicht dem Ectoderm an, zum Teil finden sie sich um den Hoden herum und auch zwischen den einzelnen Lappen desselben“, so daß oft nicht zu entscheiden ist, „ob das Pigment in dem flachen Hodenfollikelepithel oder in besonderen Mesenchymzellen abgelagert war“.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei *P. ovatum* (Taf. I, Fig. 7). Zwischen den Hodenläppchen findet man zahlreiche flache Zellen von elliptischem Umriß mit länglichrundem Kern und einer Anhäufung braunroten Pigments (bei Formolkonservierung). Ebensolche Pigmentzellen führt auch die ganze ectodermale Wand der Leibeshöhle, in welcher der Darmtractus und Hoden liegt. Auffällig erscheint, daß diesen Pigmentzellen jede stern- oder besenreiserförmige Verästelung fehlt. Ob zwischen den Hodenläppchen von *P. atlanticum* und *giganteum* sich nur ausnahmsweise oder immer Pigmente finden, läßt sich zurzeit nicht mit Sicherhei tentscheiden.

Endlich zeigen eine Reihe von Arten Farbstoffe an verschiedenen Körperstellen im ectodermalen Körperepithel. Bei *P. aherniosum*

liegen sie nach Seeliger (1895, p. 12) „ziemlich zahlreich unregelmäßig zerstreut im gesamten hinteren Leibesabschnitt und reichen nur vereinzelt in die Höhe der Kiemenregion (Taf. I, Fig. 2). In den konservierten Exemplaren erscheinen sie rotbraun, manchmal hell leuchtend, manchmal wieder ganz dunkel, verschieden an ganz dicht benachbarten Stellen in ein und demselben Tiere“. Ganz junge Stöcke zeigten niemals Pigmente, aber auch den älteren Stöcken fehlten sie oft vollständig. „Bei Betrachtung von der Fläche zeigt sich der pigmentierte Teil der Zelle sehr unregelmäßig geformt (Taf. I, Fig. 4), sternförmig gezackt, mit mehrfach gegabelten Enden“. Oft ist der Kern als hellere Stelle noch erkennbar, oft von den dichtgedrängten Pigmentkörnchen ganz verdeckt.

In der gleichen Weise pigmentiert erscheinen zuweilen auch die äußere Cloacalwand und die Ventralseite bei *P. giganteum*. Unter dem Pyrosomenmaterial der Deutschen Tiefsee-Expedition findet sich eine Anzahl in Flemmingscher Lösung konservierter, $^1/_2$—$1\,^1/_2$ cm langer, jüngerer Stöckchen, die *P. atlanticum* zugehören. Deren älteste Tiere, meist nur die vier ersten Ascidiozooide oder auch die Tiere der zweiten Etage, sind zum Teil über und über, zum Teil nur an der ventralen und hinteren Seite des Körpers mehr oder weniger dicht wundervoll braunrot pigmentiert. Auch in älteren, 3 cm langen Kolonien von *P. atlanticum*, die in Flemmingscher Flüssigkeit oder mit Sublimat konserviert waren, ließen sich ähnlich pigmentierte Ascidiozooide nachweisen, so daß es den Anschein hat, als gehöre auch *P. atlanticum* neben *P. aherniosum* und *giganteum* zu den Arten, deren Einzeltiere in der Regel pigmentiert sind. Besonders charakteristisch ist es, daß viele jener älteren Tiere in den jungen Stöcken von *P. atlanticum* auch einen Kranz von etwa 12—17 Pigmentzellen um die Mundöffnung aufweisen (Taf. I, Fig. 3). Der gefärbte Teil der Zelle erscheint bei Betrachtung von der Fläche bald unregelmäßig stern- oder besenreiserförmig, bald mehr geweihartig verästelt, bald wieder kompakter, unregelmäßig gezackt oder gelappt, zuweilen vollkommen rund, so daß man auf die Vermutung kommen könnte, die Pigmentzellen seien amöboid. In einigen Fällen konnten auch bei *P. aherniosum* im Umkreis der Ingestionsöffnung (bei Konservierung mit Flemmingscher Flüssigkeit) Farbzellen nachgewiesen werden.

Endlich zeigt auch die innere epitheliale Auskleidung des enorm verlängerten Schlundrohres der alten Tiere von *P. ovatum* Pigmentzellen, die stern- oder geweihförmig mit einem braunroten Pigment (bei Formolkonservierung) erfüllt sind (Taf. I, Fig. 6). Bei jüngeren Tieren konnten dort Farbzellen nicht aufgefunden werden.

II. Der Pyrosomenstock.

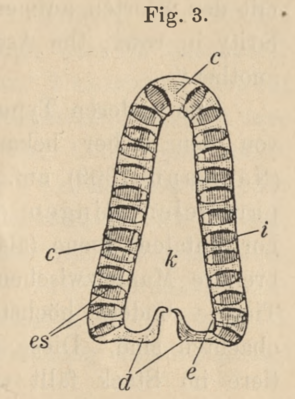
Die Pyrosomen sind koloniebildende Tunicaten. Zweifellos waren die Pyrosomenstöcke viel eher bekannt, als die Einzeltiere derselben erkannt

wurden. Der zweifelhafte *Cucumis marinus* des Plinius, der oft und wohl nicht mit Unrecht als ein *Pyrosoma*-Stöckchen gedeutet worden ist, zieht sich in gleichem Bild und Wort unerkannt durch die enzyklopädischen Werke des Rondelet, Gesner und Aldrovandi (vgl. Bronn, Bd. III, Supplement, p. 12 ff.). Auch Peron (1804), dem wir die erste genauere Beschreibung und Abbildung einer Pyrosomenkolonie verdanken, faßte noch den ganzen Stock als Einzeltier auf. Erst Lesueur (1815) führte den Nachweis, daß ein *Pyrosoma*-Stöckchen sich aus einer großen Anzahl Einzelindividuen zusammensetze.

1. Der Bau.

Die Einzeltiere oder Ascidiozooide des Stockes werden von dem gemeinsamen Cellulosemantel vollständig umschlossen. Sie bilden so eine meist kegelförmige oder zylindrische Schicht um einen gemeinsamen centralen Hohlraum der Kolonie, welcher als gemeinsame Cloacalhöhle oder Stockhöhle bezeichnet wird. Form und Größe derselben entspricht im allgemeinen der Kolonie selbst, da bei allen Arten die Einzeltiere einschichtig um den centralen Hohlraum angeordnet sind, und zwar so, daß die Ingestionsöffnungen nach außen, die Egestionsöffnungen gegen die Stockhöhle gerichtet sind. Die Haupt- oder Längsachse des Einzeltieres entspricht also der Dicke der Stockwand. Die horizontale Basalwand des Stockes enthält keine Ascidiozooide; sie besteht nur aus Mantelgewebe und erscheint meist von zahlreichen, blind endigenden Mantelgefäßen durchzogen. Sie ist von einer centralen Öffnung durchbrochen, die bei der Bewegung des Stockes durch Contraction verschiedene Form und Weite annehmen kann. Man pflegt die Basalwand daher als Diaphragma zu bezeichnen. Die der geöffneten Basis gegenüberliegende Spitze ist stets geschlossen. Normalerweise sind nun die Ventralseiten aller Einzeltiere dem geschlossenen Ende, die Dorsalseiten dagegen der geöffneten Stockbasis zugekehrt, so daß sich demnach die Medianebenen aller Ascidiozooide in der Hauptachse des Stockes schneiden (Textfig. 3). Die Beobachtungen von Keferstein und Ehlers (1861), daß von dieser Regel *P. elegans* durch entgegengesetzte Lagerung der Ascidiozooide abweichen solle, dürften nicht zutreffen, da solches nie wieder konstatiert werden konnte. Es ist diese Angabe wahrscheinlich auf eine Verwechselung der Pole der Kolonie zurückzuführen. Bei sehr alten, großen Kolonien, z. B. bei *P. spinosum* und *ovatum*, kann man allerdings feststellen, daß

Fig. 3.



Schematischer Längsschnitt durch einen Pyrosomenstock.

c = äußerer Cellulosemantel; *d* = Diaphragma; *e* = Egestionsöffnung; *es* = Endostyl; *i* = Ingestionsöffnung; *k* = gemeinsamer Cloakenraum.

sehr vereinzelte Ascidiozooide andere, auch umgekehrte Stellung angenommen haben.

Innerhalb dieser gesetzmäßigen Lagerung zum Stockganzen sind nun die Ascidiozooide in älteren Kolonien zueinander nach zwei Modalitäten geordnet. Bei den meisten Arten herrscht die staffelförmige Anordnung vor, d. h. je ein Tier steht dicht in dem dorsalen oder ventralen Zwischenraum zwischen zwei benachbarten Ascidiozooiden. In den seltensten Fällen ist diese Verteilung allerdings ganz streng innegehalten; sie erscheint mindestens oft während des Wachstums der Kolonie durch wandernde Knospen oder jüngere Tiere gestört. Am schönsten dürfte diese Anordnung bei den alten, großen Kolonien von *P. spinosum* zu beobachten sein, in denen dann allerdings jüngere Tiere gar nicht mehr vorhanden sind, weil die Knospung bereits zum Abschluß gekommen ist. Schon Herdman (1888, p. 31) macht auf diese Tatsache mit den Worten aufmerksam: „Thy are arranged with considerable regularity in rows, the Ascidiozooids in adjacent rows alternating with one another.“

Den anderen Typus der Anordnung der Einzeltiere zueinander weist von den bisher bekannten Arten nur eine, nämlich *P. verticillatum* (Neumann 1909) auf. Hier liegen die Ascidiozooide in unter sich parallelen Ringen oder Etagen angeordnet, die streng in einer horizontalen Ebene (also senkrecht zur Stockachse) verlaufen und durch breitere Mantelzwischenräume getrennt sind, in denen nie ausgebildete Tiere, sondern höchstens auf Wanderung befindliche Knospen zu beobachten sind. Diese strenge Regelmäßigkeit der Verteilung der Einzeltiere im Stock fällt selbst dem unbewaffneten Auge sofort auf. Das Pyrosomenmaterial der Deutschen Tiefsee-Expedition enthält ein Stöckchen dieser Art, bei welchem durch 20 Etagen hindurch diese charakteristische Anordnung aufrecht erhalten und nicht durch ein einziges Tier gestört erscheint. Allerdings zeigen auch die jungen, etwa bis 1 cm langen Stöckchen wohl aller Arten (für *P. Agassizi* und *spinosum* ist es mir unbekannt) diese bei *P. verticillatum* zeitlebens innegehaltene Anordnung in (3—5) getrennten Etagen, allein diese Verteilung macht sehr bald bei weiterem Wachstum der Kolonie jener unregelmäßigeren Platz, weil sich die nun folgenden zahlreichen Knospen bunt durcheinander auch zwischen den ersten Etagen, wo nur überhaupt Platz vorhanden ist, festsetzen. Es hält die Vergrößerung der Gesamtkolonie, des umhüllenden Cellulosemantels, nicht gleichen Schritt mit der gesteigerten Knospenproduktion der vielen knospenden Tiere. (Genaueres darüber unter „Die Bildung“.)

Es ist bemerkenswert, daß bereits Lesueur (1813, 1815) eine neue Form unter dem Namen *P. elegans* beschrieb, die sich von den anderen damals bekannten Pyrosomenarten (*P. giganteum* und *atlanticum*) durch den regelmäßigen Aufbau in Etagen oder Ringen unterscheiden sollte. Er wurde dazu zweifellos durch jene jungen Stöckchen irgend einer Art (wahr-

scheinlich von *P. giganteum*) veranlaßt, denn es hat sich herausgestellt, daß *P. elegans* hypothetisch ist (vgl. darüber Seeliger 1895, p. 59 ff. und Neumann 1909 b). Savigny (1816) benutzte diese Unterschiede in der Verteilung der Ascidiozooide, um die drei damals bekannten Arten *P. elegans* einerseits und *P. atlanticum* und *giganteum* andrerseits als *Pyrosomata verticillata* und *Pyrosomata paniculata* im System zu trennen. Seeliger war daher im Recht, wenn er behauptete, daß von Savigny hier eine Eigentümlichkeit zum obersten Einteilungsprinzip erhoben worden sei, die in verschiedenen Altersperioden an ein und derselben Kolonie auftrete. Es hat sich jedoch nunmehr gezeigt, daß in der Tat eine Form existiert, welche gewissermaßen jenen Jugendzustand in der Knospenanordnung, wie er bei allen Arten (vielleicht nur mit Ausnahme von *P. spinosum* und *Agassizi*) wiederkehrt, auch in späteren Stadien der Stockbildung festhält.

Die Festigung und Verbindung sämtlicher Individuen des Stockes wird außer durch den umhüllenden Cellulosemantel noch in besonderer Weise durch die sogenannten Faserstränge oder Faserzüge bewirkt (Taf. III, Fig. 4). Bei seitlicher Betrachtung der Einzeltiere erkennt man schon mit schwachen Vergrößerungen, daß von den Enden der beiden Cloakenmuskeln je 2—3 feine Stränge durch den Cellulosemantel nach den Enden der Cloakenmuskeln derjenigen Nachbarindividuen ziehen, welche sowohl ventral und dorsal als auch seitlich auf etwa derselben Höhe im Stocke liegen, so daß auf diese Weise eine Verbindung eines jeden Ascidiozooids mit 4—6 Nachbartieren geschaffen wird. Natürlich ist durch diese letzteren dann auch ein Zusammenhang mit sämtlichen entfernteren Individuen der Kolonie hergestellt.

Ferner durchziehen den Stock auch zahlreiche Mantelgefäße, hohle, röhrenförmige Blutbahnen, deren Wandungen mit echten Muskeln ausgestattet sind. Sie entspringen unpaar oder paarig an der Dorsalseite der Ascidiozooide etwa in der Höhe des Ösophagus als ectodermale Hautausstülpungen und erstrecken sich bis in das Diaphragma, wo sie, oft ampullenförmig erweitert, blind endigen. Sie stellen, wie erwähnt, Blutbahnen dar, deren Inhalt zur Ernährung des Mantels und besonders des Diaphragmas beitragen dürfte, während ihre Muskulatur hervorragende Bedeutung für die Fortbewegung der Kolonie besitzt.

2. Form und Größe.

Die Grundform der Pyrosomenkolonie ist, wie schon erwähnt, die zylindrische oder kegelförmige (Taf. II, Fig. 2). Beeinflußt wird die äußere Kontur der Kolonie bei manchen Arten (*P. giganteum*, *atlanticum*, *aherniosum*, *ovatum*) dadurch, daß mehr oder weniger lange, kaminförmige Schlundrohre der Einzeltiere, die natürlich ebenfalls von Mantelgallerte umkleidet sind, über den Stockkörper sich erheben, oder auch dadurch, daß

Mantelfortsätze die äußere Oberfläche bedecken (*P. spinosum*, *Agassizi*). Die Kolonien der meisten Arten (*P. spinosum*, *giganteum*, *atlanticum*, *aherniosum*, *Agassizi*) stellen lange, dünne Walzen oder Kegel mit stumpfer Spitze dar. Durch die Deutsche Tiefsee-Expedition (Neumann 1908) und die Deutsche Südpolar-Expedition (Neumann 1909) sind aber auch dick-walzenförmige (muffartige, *P. operculatum*) und ei- bis kugelförmige (*P. ovatum verticillatum*) Kolonien bekannt geworden. Alle diese Kolonien besitzen einen kreisförmigen Querschnitt.

Nun berichtete neuerdings Brooks (1906) von einer neuen Pyrosomenform aus dem Nordatlantik, deren Kolonien im Querschnitt elliptisch sind, also zwei schmale Ränder und zwei breite, flache Seiten und demgemäß eine schlitzförmige Stockhöhle besitzen. Er stellte daher für diese Form eine neue Gattung *Dipleurosoma* auf*).

Jedenfalls lehrt ein vergleichender Blick über die Stockformen, daß jede Species im allgemeinen eine bestimmte, charakteristische Wuchsform innehält, die zweifellos die Bestimmung erleichtert, wenn man auch nicht so weit gehen wird, die Einteilung der Arten darauf zu gründen.

Was die Größe der Pyrosomenstöcke anlangt, so herrschen unter den einzelnen Arten recht beträchtliche Verschiedenheiten. Riesige Kolonien sind von *P. spinosum* bekannt geworden. Hatte schon das erste vom Talisman (Perrier 1886) erbeutete Exemplar eine Länge von 2 m und der größere von den zwei Stöcken des Challenger eine solche von fast 1,50 m, so beobachteten neuerdings Bonnier und Perez (1907) im Indischen Ozean einen riesigen Schwarm von Kolonien dieser Form (die sie fälschlicherweise unter dem Namen *P. indicum* beschreiben), von denen die kleinsten, an der Oberfläche schwimmenden 40—50 cm, die tiefer schwebenden 2,50 m in der Länge maßen (bei einem Durchmesser von 20—30 cm), während die größten auf 4 m abgeschätzt wurden. Auf der Deutschen Tiefsee- und Deutschen Südpolar-Expedition gelangten nur mächtige Bruchstücke dieser Riesenstöcke in die Netze. Solche extreme Maße sind allerdings bisher nur von dieser Form bekannt geworden; denn die zweitgrößte Art, *P. giganteum*, steht mit einer Länge bis zu 60 cm (Ritter 1905) beträchtlich zurück. Nach Peron (1804) und Huxley (1851) sollen auch die Kolonien von *P. atlanticum* 16 bzw. sogar 25 cm lang werden, doch sind meines Wissens seither so mächtige Stöcke dieser Species nicht mehr gefischt worden. Alle anderen bis jetzt

---

*) Dazu sei bemerkt, daß ältere, größere Kolonien im konservierten Zustande meist in dieser Weise plattgedrückt erscheinen. Die Wände sind zusammengefallen, der gemeinsame Cloacalhohlraum ist auf einen schmalen Schlitz reduziert. Ich habe die meisten der großen Kolonien von *P. giganteum*, *atlanticum*, *Agassizi* und *ovatum* von der Deutschen Tiefsee- und Südpolar-Expedition und die aus dem Berliner Zoologischen Museum in diesem Zustande angetroffen. Solche Kolonien der erstgenannten Formen erscheinen dann als breite Bänder, die von *P. ovatum* als fast kreisförmige Scheiben.

bekannten Arten erreichen diese Maße offenbar nicht; die Länge der Kolonien, wie sie meist gefangen werden, schwankt etwa zwischen 3—7 cm. Höchstens die schlanken Kolonien von *P. Agassizi* übertreffen mit meist 8—10 cm Länge diese mittleren Größen.

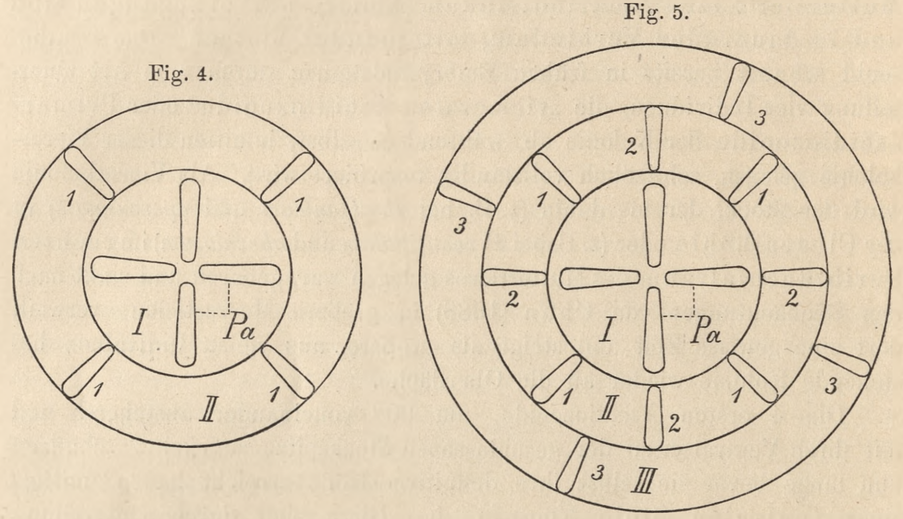
Die Bildung.

Der Pyrosomenstock ist die Summe aller Einzelindividuen, die durch Knospung in letzter Linie aus dem Cyathozooid (Huxley), das ist das aus dem befruchteten Ei entstandene Muttertier oder Primärindividuum (Amme), hervorgegangen sind und in dauernder Verbindung miteinander bleiben. Das Cyathozooid schnürt bereits in frühen Embryonalstadien durch eine Art Querteilung vier Individuen, die „vier ersten Ascidiozooide" oder Primärascidiozooide der Kolonie ab, während es selbst, inmitten dieser Viererkolonie gelegen, schließlich vollständig resorbiert wird. Als Viererkolonie wird der Stock, der bis dahin (z. B. bei *P. giganteum* und *operculatum*) in der Cloacalhöhle oder (z. B. bei *P. verticillatum* und *aherniosum*) im rechten Peribranchialraum des Muttertieres gelegen war, geboren und sinkt nach den Beobachtungen von Chun (1888) in größere Meerestiefen, verweilt dort eine gewisse Zeit und steigt als größere, aus vielen Individuen bestehende Kolonie wieder an die Oberfläche.

Die 4 ersten Ascidiozooide, um 90° voneinander abstehend und mit ihren Ventralseiten der geschlossenen Stockspitze zugekehrt, schnüren nun lange bevor sie selbst ihre definitive Größe erreicht haben, mittels eines ventralen Stolo Knospen ab. Diese sind durch Querteilung entstanden, sitzen deshalb meist zu 3—4 dicht hintereinander, in distaler Richtung natürlich an Alter und Größe zunehmend, und erweisen sich ebenso orientiert wie ihre Muttertiere: mit der Ventralseite der Stockspitze zugekehrt. Jede der 4 Knospenketten ist nun nicht geradeaus, ventral (in der Richtung der Achse der jungen Kolonie) vorgestreckt, sondern erscheint stets nach der linken Körperseite des Muttertieres zu mehr oder weniger in den entsprechenden Zwischenraum zwischen 2 Primärascidiozooide gebogen. Nach der Abschnürung bleiben die Knospen nicht an ihren Ursprungsstellen liegen, sondern wandern im Cellulosemantel in dorsaler Richtung zwischen den Primärascidiozooiden, von welchen sie gebildet wurden, hindurch, um neue, dorsal, also gegen die geöffnete Stockbasis zu gelegene „Etagen" aufzubauen. Dabei nimmt jede Knospe zufolge der erwähnten Krümmung des Stolos nach links ihren Weg streng entlang der linken Flanke des Muttertieres. Sie bleibt auch während dieser Wanderung mit ihrer Ventralseite der Stockspitze zugekehrt.

Die 4 ersten, nahezu gleichalterigen und ungefähr gleichzeitig abmarschierenden Wanderknospen (1. Ordnung) placieren sich nun so, daß je eine dorsal über dem Zwischenraum zwischen 2 Primär-

ascidiozooiden zu liegen kommt. Ihre Medianebenen bilden mit denen der benachbarten Primärascidiozooide Winkel von 45°, während sie untereinander um 90° abstehen. Dabei ist natürlich jede links seitlich über einem Ascidiozooid liegende Knospe das Tochtertier desselben (Textfig. 4, 1). Der nun folgende 2. Trupp von 4 Wanderknospen (2. Ordnung) der 4 Primärascidiozooide schwenkt ebenfalls in diese 2. Etage ein, die von den 4 ersten Knospen gebildet wurde. Und zwar tritt jede dieser zweiten 4 Knospen genau über dasjenige Primärascidiozooid, von welchem es abstammt (Textfig. 5, 2). So ist eine 2. Etage von 8 Individuen, 4 jüngeren



Figg. 4—7. Schemata der Knospenanordnung.
Pa Primärascidiozooide; *I, II—V* = 1.2.—5. Etage; 1, 2—8 = Knospen 1.2.—8. Ordnung.

und 4 älteren, die sich anfangs deutlich noch durch ihre verschiedene Größe unterscheiden, aufgebaut und zwar so, daß jede erste Tochterknospe links vom Muttertier über dem Zwischenraume zwischen ihm und dem folgenden Primärascidiozooid, die zweite Tochter dagegen direkt über ihrer Mutter sitzt. Die Etage selbst liegt in einer horizontalen Ebene, also senkrecht zur Stockachse, und ihre 8 Glieder stehen um je 45° voneinander ab.

Jetzt wiederholt sich dasselbe Schauspiel. Eine 3. Gruppe von 4 Wanderknospen (3. Ordnung) beginnt eine dritte dorsal vor der zweiten gelegene Etage aufzubauen (Textfig. 5, III). Wieder zieht jede Wanderknospe an der linken Flanke ihres Muttertieres durch die 4 Primärascidiozooide und weiterhin wiederum links von dem ältesten Schwesterindividuum (1. Ordnung) durch die 2. Etage hindurch, um sich schließlich ebenfalls dorsal über dem Zwischenraum links von der genannten älteren Schwester (1. Ordnung) so zu fixieren, daß sie um einen halben 45°-Winkel von ihr absteht, während sie vom Muttertier um $^3/_4$ eines rechten getrennt ist. Die 4 folgenden Wanderknospen eines 4. Trupps (4. Ordnung), die wieder von den Primärascidiozooiden abstammen, reihen sich nun folge-

richtig in der 3. Etage über die noch „freien“ Zwischenräume zwischen den beiden ältesten Schwesterknospen (1. und 2. Ordnung) im 2. Ring ein (Textfig. 6, 4), vom Muttertier, wie auch von den beiden älteren Schwesterindividuen (1. und 2. Ordnung) um je $^1/_2$ 45°-Winkel abstehend. Somit ist ein 3. Ring formiert, dessen 8 Glieder mit denen des zweiten alternieren, indem sie alle in der Mitte über den Zwischenräumen der Individuen der 2. Etage placiert sind. Daraus folgt, daß der Abstand je zweier Individuen der eben gebildeten 3. Etage wieder 45° beträgt, während sie alle gegen die Tiere der 2. Etage um halbe 45°-Winkel verwendet erscheinen.

Fig. 6.

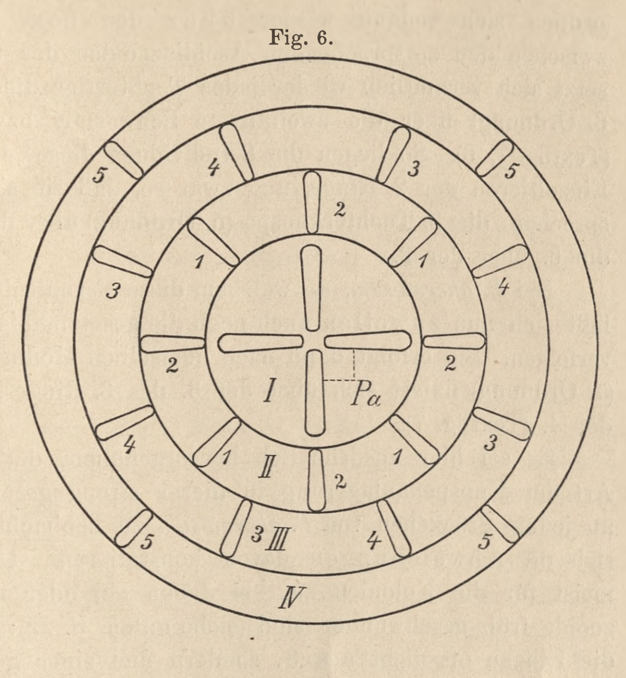
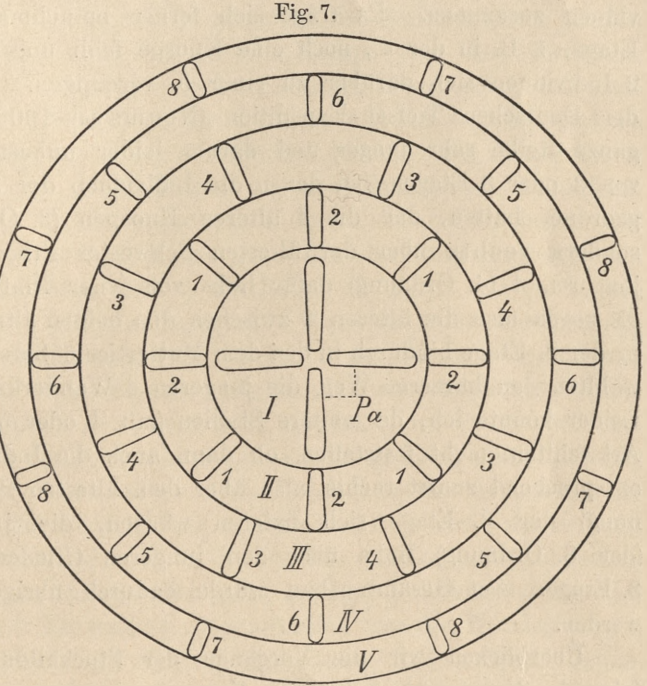


Fig. 7.



Ein 5. Trupp von 4 Wanderknospen (5. Ordnung), deren Abmarsch nun allerdings schon nicht immer mehr gleichzeitig erfolgt, zieht auf dem kürzesten Wege durch die 3 Etagen hindurch und beginnt eine 4. Etage aufzubauen, indem eine jede Knospe sich über dem ältesten Schwestertier (1. Ordnung) in der 2. Reihe fixiert (Textfig. 6, 5). Die folgenden

4 Knospen, die auch noch von den 4 Primärascidiozooiden abstammen, ordnen sich sodann wieder über den noch freien Zwischenräumen zwischen den entsprechenden Ascidiozooiden der 3. Etage ein, und zwar setzt sich vermutlich wieder jedes Tochtertier dieser 6. Gruppe (Knospen 6. Ordnung) über die zweitälteste Schwester, bzw. über das Muttertier (Textfig. 7, 6). So liegen die 8 Individuen dieser 4. Etage genau über den Einzeltieren der 2. Etage, und zwar so, daß sie sich in ihrem Alter entsprechen, die 5. Tochterknospe (5. Ordnung) über der ältesten (1. Ordnung), die 6. über der 2.

Bei *P. aherniosum*, an welchem diese Verhältnisse aufgefunden wurden, läßt sich nun zuweilen auch noch die gesetzmäßige Anlage einer 5. Etage verfolgen. Sie erfolgt dann nach demselben Modus. Die 7. Tochterknospe (7. Ordnung) fixiert sich über der 3. des 3. Ringes, die 8. vermutlich über der 4. (Textfig. 7).

Es sei hier ausdrücklich hervorgehoben, daß die eben geschilderte Art der Knospenanlagerung in dieser streng gesetzmäßigen Weise nicht an jedem Stöckchen von *P. aherniosum* zu beobachten ist, vielmehr lassen sich oft Abweichungen davon konstatieren. Das trifft beispielsweise meist für die Kolonien zu, bei denen ein oder mehrere Primärascidiozooide früh geschwunden sind (siehe unten, S. 22); dann setzen sich auch die Etagen oft nicht aus 8, sondern aus einer geringeren Anzahl Individuen zusammen. Es trägt sich ferner manchmal zu, daß in einer Etage, z. B. in der 4., noch eine Knospe fehlt und dafür bereits 1 oder 2 Individuen sich darüber zu einer 5. vereinigen. Unter dem Material der Deutschen Tiefsee-Expedition (Neumann 1909) fanden sich eine ganze Reihe sehr junger und darum leider unbestimmbarer Stöckchen von 2 oder 3 Etagen, bei denen die Individuen der 3. Etage sich so eingeordnet hatten, daß die 4 älteren Knospen (3. Ordnung) nicht links, sondern rechts über der ältesten Schwester saßen (1. Ordnung), die jüngeren 4 (4. Ordnung) dafür links von jener Platz genommen hatten. Es zogen also die älteren 4 zwischen den beiden ältesten Schwestertieren in der 2. Etage hindurch in den dem Muttertier näheren Zwischenraum, sie wählten den kürzeren Weg, die jüngeren 4 Wanderknospen den längeren. Leider konnte ich, da weitere Stadien (mit 4 oder 5 Etagen) von dieser Art fehlten, nicht feststellen, ob dann auch die Individuen der 5. Etage entsprechend zuerst rechts, also über dem ältesten Schwestertier (4. Ordnung) der 3. Etage sich fixieren würden, die jüngeren 4 Knospen (der 8. Ordnung) links über den jüngeren Gliedern (3. Ordnung) der 3. Etage. Am Gesamtaufbau würde dadurch übrigens nichts geändert werden.

Überblicken wir die Vorgänge der Stockbildung, so ergibt sich folgende Gesetzmäßigkeit der Knospenanlagerung. Die 4 Wanderknospen 1. Ordnung fixieren sich dorsal über dem Zwischenraume links vom Muttertier, die 4 Wanderknospen 2. Ordnung

direkt über ihrem Muttertier. Sie bauen, um 45° voneinander abstehend, die 1. Etage auf. Nunmehr setzen sich 4 Wanderknospen 3. Ordnung über dem Zwischenraume links vom Schwestertier 1. Ordnung fest, die 4 Wanderkospen 4. Ordnung über dem Zwischenraume rechts vom Schwestertier 1. Ordnung. Sie formieren zusammen die 3. Etage. Es folgen 4 Wanderknospen 5. Ordnung und dem Schwestertier 1. Ordnung, 4 Wanderknospen 6. Ordnung über dem Schwestertier 2. Ordnung. Sie bauen zusammen die 4. Etage auf. Endlich treten 4 Wanderknospen 7. Ordnung über die Schwesterindividuen 3. Ordnung, 4 Wanderknospen 8. Ordnung über die Schwestertiere 4. Ordnung. Sie setzen miteinander die 5. Etage zusammen.

Dieses gesetzmäßige Festsetzen der Wanderknospen weiterhin zu verfolgen, gelingt am konservierten Material nicht; es dürfte auch in dieser Weise kaum weiter gehen; denn nunmehr sind auch die Tochterascidiozooide (1. und 2. Ordnung) der 2. Etage so weit herangewachsen, daß sie Knospen abschnüren, die mit denen der 4 Primärascidiozooide nach dem offenen Ende abwandern. Es beginnen die Tochtertiere im Vergleich zu den Primärascidiozooiden relativ spät mit diesem Geschäft, bei *P. aherniosum* also etwa, nachdem von jedem der 4 ersten Ascidiozooide 7—8 Knospen abgeschnürt wurden. Jedenfalls werden die Verhältnisse undurchsichtig. Immerhin geschieht der Aufbau neuer Etagen normal in der Weise weiter, daß je eine Knospe über dem Zwischenraume zwischen 2 Individuen der vorhergehenden Etage oder, was dasselbe ist, direkt über einem Tiere der drittletzten Reihe sich festsetzt, so daß auch jede folgende Etage aus 8 Individuen besteht. Bei *P. aherniosum* lassen sich Stöcke von 7—8 Etagen zu je 8 Individuen beobachten. Weiterhin, in vielen Fällen sogar schon früher, nachdem außer den Ascidiozooiden der 1. und 2. Etage auch die der folgenden mit der Knospung begonnen haben, werden die Ringe oft gleich mit mehr als 8 Gliedern angelegt; ferner zwängen sich Wanderknospen zwischen die 8 Individuen der ersten Etagen ein, die Dicke des Stockes vergrößernd, und endlich erstehen neue Etagen zwischen den ursprünglichen, denen aber jene Regelmäßigkeit der ersten ganz abgeht. Der Stock wird also nicht nur am freien Ende, sondern in seiner ganzen Ausdehnung weitergebildet. Es ziehen nämlich die Wanderknospen nicht mehr wie in früheren Stadien der Stockbildung alle an das freie Ende der Kolonie, sondern die meisten der im Inneren des Stockes von den mittleren Reihen abgeschnürten Knospen fixieren sich nach geringer Ortsveränderung oder sogleich am Orte ihrer Entstehung. Vornehmlich nur die Wanderknospen der letzten Reihen bilden die Kolonie am offenen Ende weiter. Jedenfalls finden Knospenwanderungen in dem ausgedehnten Maße wie im jüngeren Alter der Kolonie nicht mehr statt. Auch ventral von den 4 Primärascidiozooiden bleiben in späteren Stadien der Stockbildung

ausnahmsweise Knospen liegen. Es sind also in älteren Stöcken die an der geschlossenen Spitze gelegenen Tiere nicht immer die 4 ersten Ascidiozooide mehr. Diese Tatsache hat Joliet (1881) offenbar zu der falschen Meinung veranlaßt, daß die 4 Primärascidiozooide allmählich durch ihre Nachkommenschaft gewaltsam an das offene Basalende der Kolonie gedrängt würden, und daß sie nur dort zu finden seien.

Die Folge dieser eben geschilderten Verhältnisse ist schließlich eine völlig wirre, regellose Lagerung der Einzeltiere. Junge und alte liegen bunt durcheinander, von den ursprünglichen, regelmäßig aufgebauten Etagen ist in den meisten Fällen nichts mehr zu erkennen. Die Ascidiozooide sind nur noch von einer unregelmäßig staffelförmigen Anordnung beherrscht; jedes Einzeltier steht im Zwischenraum zwischen zwei anderen. Sie sind um so dichter geschart, je mehr die Knospenproduktion das Gesamtwachstum des Stockes überwiegt. Jene wird abhängig sein von der Teilungsfähigkeit der aufbauenden Gewebe des Stolos, dieses von der Anzahl der erwachsenen, selbständig sich ernährenden Tiere, deren ectodermales Hautepithel ja den Cellulosemantel, in welchem die jungen Wanderknospen sich definitiv festsetzen, abscheidet und weiterbildet. Demzufolge bestehen bezüglich der Dichte der Anordnung der Ascidiozooide nicht nur unter den einzelnen Arten, sondern auch unter den Kolonien derselben Species merkliche Unterschiede.

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß bezüglich der Zahl der regelmäßig angelegten, achtgliederigen Ringe oder, was dasselbe sagt, hinsichtlich des Zeitpunktes, wo in der Knospenanlagerung größere Unregelmäßigkeit eintritt, bei den einzelnen Arten erhebliche Verschiedenheiten herrschen. Während, wie erwähnt, bei *P. aherniosum*, und, wie hinzugefügt sei, auch bei *P. giganteum* meist relativ lange Zeit eine regelmäßige Anlagerung der Knospen statthat, setzt bei anderen Arten (z. B. bei *P. atlanticum* und *P. ovatum*) die Unregelmäßigkeit in der Eingliederung schon eher ein. Bei *P. giganteum* sind z. B. auch in $2\frac{1}{2}$ cm langen Stöckchen noch die ursprünglichen Reihen, allerdings meist durch jüngere getrennt, schon mit unbewaffnetem Auge zu erkennen, während z. B. bei *P. atlanticum* schon die 4.—6. Etage in der Regel mehr als 8 (9—14) Ascidiozooide aufweisen. Eine besondere Spezialität der Stöcke von *P. aherniosum* besteht dagegen darin, daß sehr früh die ursprünglichen Etagen durch dazwischen sich einschiebende jüngere getrennt werden. Oft wird hier fast gleichzeitig mit einer 3. Etage eine 4. nicht über dieser, sondern zwischen den 4 Primärascidiozooiden und der 2. Reihe angelegt, weitere Reihen können hier folgen, so daß die (dem Alter nach) 2. Etage bis an das freie Ende gedrängt erscheint, nur überragt von 1—2 sehr jungen Reihen, welche von den Primärascidiozooiden der genannten 2. Etage aufgebaut sind. Es bedingt diese Eigentümlichkeit das charakteristische Aussehen vieler Stöcke von *P. aherniosum*: Sie sind nicht gleichmäßig kegelförmig nach dem

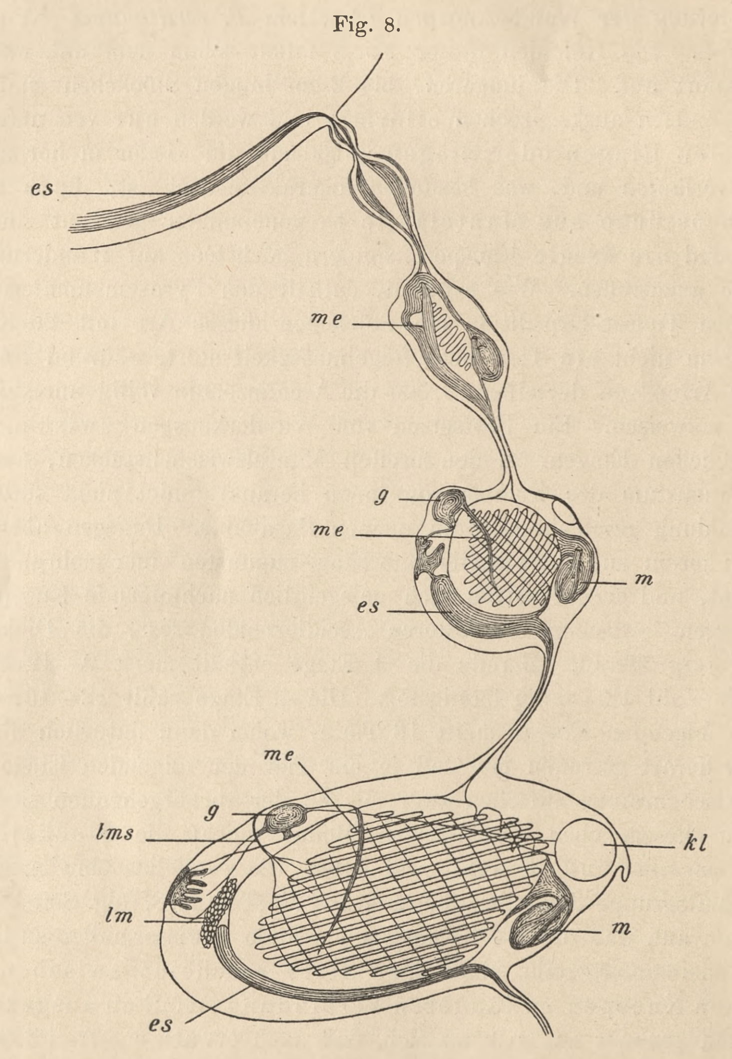
offenen Ende zu verdickt, sondern erscheinen unter der Spitze eingeschnürt — hier stehen unter den 4 großen Primärascidiozooiden die jungen Etagen — und am Ende plötzlich verdickt.

Von den oben beschriebenen späteren Unregelmäßigkeiten in der Eingliederung der Wanderknospen ist allein *P. verticillatum* (Neumann 1909) frei. Die Kolonien dieser Form fallen schon dem unbewaffneten Auge sofort auf. Die jüngeren, bis 2 cm langen Stöckchen sind nicht kegel-, sondern ausgesprochen eiförmig und werden nur von unter sich parallelen Ringen oder Etagen aufgebaut, die wieder in horizontaler Ebene verlaufen und, was besonders charakteristisch ist, durch breite Zwischenstücke aus Mantelgallerte voneinander getrennt sind. In diesen sind nie fixierte Knospen, sondern höchstens auf Wanderung befindliche anzutreffen. Wie erwähnt, enthält das Pyrosomenmaterial der Deutschen Tiefsee-Expedition ein Stöckchen dieser Art mit 20 Etagen, in welchem nicht ein Tier diese Regelmäßigkeit stört, während Kolonien anderer Arten von derselben Größe die Ascidiozooide völlig unregelmäßig verteilt aufweisen. Ein Festsetzen von Wanderknospen zwischen den ursprünglichen Etagen, in den breiten Mantelzwischenstücken, also ein Längenwachstum der Kolonie von innen heraus, findet nicht statt; die Weiterbildung geschieht nur am offenen Basalende. Dagegen aber wird von vornherein auf die achtgliedrige Etage zugunsten einer mehrgliedrigen verzichtet, und ferner setzen sich gelegentlich nachfolgende Knospen in den Etagen, zwischen den älteren Ascidiozooiden fest, die Dicke des Stockes vergrößernd. Bereits die 3. Etage enthält meist 9—12 Einzeltiere, die Zahl 12 ist am häufigsten. Die 4. Etage zählt 12—15, die 5. und die folgenden Etagen meist 16 Tiere, wobei dann natürlich die Anordnung derart getroffen ist, daß je ein Tier der folgenden Etage über dem Zwischenraume zwischen zwei solchen der vorhergehenden sitzt.

Von diesem eben geschilderten Modus weicht die Stockbildung von *P. spinosum* und *Agassizi*, zwei Arten, die zweifellos eine enge Verwandtschaftsgruppe darstellen, beträchtlich ab (Textfig. 8, folg. Seite). Hier fällt schon auf, daß die 3—4 Knospen am Stolo gewissermaßen an langen Stielen aneinandergereiht sind: Der Stolo erscheint zwischen den einzelnen Knospen zu längeren Verbindungsstücken ausgezogen. Sieht man genauer zu, so zeigt sich, daß auch erwachsene Ascidiozooide, also entwickelte Knospen, noch durch einen feinen verbindenden Strang letzten Endes mit dem Stolo des Muttertieres verbunden sind. Ich konnte bei einem jüngeren, 2,5 cm langen Stocke von *P. spinosum* in vielen Fällen bis 7 zusammenhängende Individuen nachweisen. Erst wenn der Stolo eines Tochtertieres selbst zu knospen beginnt, durchschnürt sich der Verbindungsstrang, mit dem dieses Tier noch mit dem nächstälteren verbunden war. Die Anzahl der zu einer langgezogenen Kette vereinigten Tochterindividuen eines Muttertieres hängt also ab von dem Verhältnis der Knospenproduktion des Muttertieres zu dem Zeitpunkt, wo das

Tochterindividuum knospungsfähig wird. Je rascher der Stolo des Muttertieres Knospen abschnürt, um so größer wird die Anzahl der zusammenhängenden Individuen sein, und umgekehrt, weil ja andrerseits bis zum Eintritt der Knospungsfähigkeit eines Tochterindividuums in jedem Falle eine gewisse

Fig. 8.



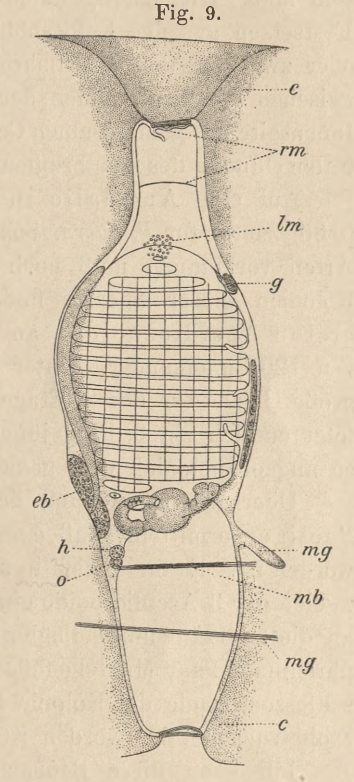
Stolo von *P. Agassizi* mit 5 Knospen. *es* = Endostyl; *g* = Ganglion; *kl* = Cloake; *lm* = Leuchtorgan; *lms* laterales Muskelsystem; *m* = Magen; *me* = Cloacalmuskel.

Zeit nötig ist. Daher findet man auch in Stöcken jüngeren und mittleren Alters, bei denen das Abschnüren der Knospen in rascher Folge sich vollzieht, zahlreiche Knospen an kürzeren Stielen vereinigt, in alten Kolonien dagegen, wo die Knospung nahezu zum Stillstand gekommen ist, höchstens 1—2 Individuen, das jüngere eine kleine Knospe, das ältere ein erwachsenes, bereits knospendes Tier, beide durch einen außerordentlich langen Stiel verbunden.

Ein freies, aktives Wandern der Knospen findet also hier, bei *P. spinosum* und *Agassizi*, nicht statt; die Knospen entfernen sich in dem Maße voneinander, als der Cellulosemantel sich ausbreitet, während sie alle untereinander durch Stoloverlängerungen so lange verbunden bleiben, bis sie selbst zu knospen beginnen. Daraus erklärt sich wohl auch die obenerwähnte regelmäßigere, staffelförmige Anordnung der Ascidiozooide, die besonders bei *P. spinosum* in die Augen fällt.

Aber auch noch eine andere Folge muß diese Art der Knospung haben. Während wir bei allen bekannten Arten (eben mit Ausnahme von *P. Agassizi* und *P. spinosum*) an der Spitze der Kolonien jüngeren und mittleren Alters die 4 Primärascidiozooide finden, weil ja alle von diesen produzierte Knospen in dorsaler Richtung, gegen die offene Basis zu, abwandern, kann das offenbar für *P. Agassizi* und *P. spinosum* kaum zutreffen. Wir sehen jedenfalls, wie die älteren Einzeltiere der Kolonie ihre Knospen an langen Stielen ventral vorschieben. Dadurch müssen sie selbst natürlich immer weiter von der Spitze weg nach dem offenen Basalende zu gedrängt werden. Verhielten sich nun die 4 Primärascidiozooide ebenso, dann müßten sie anstatt an der Spitze an der Basis gelegen sein, und nach der Spitze zu sollten sich um so jüngere Tiere nachweisen lassen, je näher sie derselben sind. Nun trifft man aber am Ende der Kolonien z. B. von *P. Agassizi* — von *P. spinosum* kenne ich nur Bruchstücke von Stöcken — nie jüngste Knospen, sondern auch stets ältere Tiere, allerdings fast immer ohne Knospen am Stolo. Es entsteht somit die Frage, ob sich die 4 Primärascidiozooide bei der Knospung ebenso wie später ihre Tochterindividuen verhalten, d. h. nichtwandernde Knospen an längeren Stielen ventral vorausschieben, oder ob sie wanderungsfähige Knospen abschnüren, welche sich dorsal vor ihnen fixieren und ihrerseits „gestielte" Knospen hervorbringen. Ich möchte nach gewissen, weiter unten mitzuteilenden Beobachtungen fast das letztere annehmen. Die Frage muß so lange offen bleiben, bis es gelingt, jüngste Kolonien von einer dieser beiden Formen zu fischen.

Fig. 9.



Junges Ascidiozooid von *P. atlanticum*. (Nach Seeliger.) *c* = Cellulosemantel; *eb* = Eläoblast; *g* = Ganglion; *h* = Hoden; *lm* = Leuchtorgan; *mb* = Cloacalmuskel; *mg* = Mantelgefäß; *rm* = Ringmuskelzüge.

Sobald eine Knospe ihren definitiven Platz eingenommen hat, wachsen Cloake und Schlund mächtig in die Länge, so daß vorübergehend Körperumrisse auftreten, welche der betreffenden Art ganz fremd sind (Textfig. 9, verglichen mit Textfig. 1, Seite 2). Hierauf senkt sich der Cellulosemantel über der Egestions-, besonders tief über der Mundöffnung trichterförmig ein und reißt über den beiden inzwischen durchgebrochenen Körperöffnungen der Knospe durch, womit das Tier seine Selbsternährung beginnen kann, während es bis dahin, auf der Wanderung und bei der Fixierung, vom Stock aus vermittelst der Mantelzellen erhalten worden sein muß. Gleichzeitig wachsen bei den meisten Arten alsbald nach dem Festsetzen aus der Leibeshöhle an der Dorsalseite des Hinterkörpers ein oder zwei (bei den 4 Primärascidiozooiden) Mantelgefäße aus, die sich zwischen den Hinterenden der Ascidiozooide der folgenden Etagen an der Innenseite des gemeinsamen Cellulosemantels hindurchziehen und in der centralen Öffnung des Diaphragmas, oft ampullenförmig erweitert, blind endigen.

Auf eine Anomalie in der Stockbildung, die Seeliger (1895, p. 66) zuerst für *P. aherniosum* beschrieben hat, die aber auch bei anderen Arten vorkommt, muß noch aufmerksam gemacht werden. Unter den Kolonien dieser Species finden sich zahlreiche Exemplare mit nur 3 ersten Ascidiozooiden an der Stockspitze. Sie stoßen unter Winkeln von 120° aneinander. Unter den Zwischenräumen dieser liegen 6 mittelgroße Einzeltiere der 2. Etage, um je 60° voneinander abstehend. Ventral folgt endlich ein 3. Ring jüngster Tiere im Abstand von je 60°; sie sind so angeordnet, daß drei genau unter den 3 ersten Ascidiozooiden liegen.

Über die Entstehung der drei- und sechszeiligen Kolonien konnte Seeliger ermitteln, daß eins der 4 ersten Ascidiozooide rückgebildet worden ist. Es findet sich in sehr jungen Stöckchen dann oft noch zwischen zweien der 3 Ascidiozooide ein größerer Zwischenraum; auch der Mantel ist an dieser Stelle unregelmäßig eingefaltet, und endlich sind im jungen Diaphragma 4 Paar Mantelgefäße vorhanden, von denen das eine gegen das geschlossene Ende der Kolonie frei endigt, weil eben das zugehörige Ascidiozooid rückgebildet worden ist.

Ich kann diese Beobachtung bestätigen und hinzufügen, daß der Schwund eines oder mehrerer Primärascidiozooide gelegentlich auf sehr frühen Stadien erfolgt, nachdem von ihnen eben erst mit der Abschnürung von Knospen begonnen worden war. Dann aber tritt sehr oft sofort eine Wanderknospe in den freien Zwischenraum und wächst rasch, die Lücke ausfüllend, heran. Bemerkenswert ist, daß beim Schwinden des Ascidiozooids nur der jüngere, proximale Teil des Stolos mit verloren geht, die älteren, distalen Knospen (2.—4.) dagegen lösen sich ab und entwickeln sich weiter. Ihre Ernährung erfolgt dann zweifellos ausschließlich vom Mantel aus. Außer bei *P. aherniosum* habe ich auch bei *P. atlanticum*, *giganteum*, *verticillatum* weniger als 4 Primärascidiozooide an der Sptize der Kolonie beobachtet.

Besondere Erwähnung verdient in dieser Hinsicht noch *P. Agassizi*. Bei Kolonien dieser Art trifft man besonders häufig an der Spitze ein großes Ascidiozooid, welches eine eigentümliche Verlagerung einiger Organe aufweist. Seine Egestionsöffnung ist von der Hinterseite auf die ventrale und somit in die Achse des Stockes gerückt. Sie mündet an der Spitze des gemeinsamen Cloacalraumes. Auch der Darmtractus ist etwas nach der Bauchseite verschoben, die Leuchtorgane ebenfalls; sie liegen zu beiden Seiten des Endostyls. Ich habe nie Knospen an seinem Stolo gesehen und möchte glauben, daß dieses Tier eines der Primärascidiozooide der Kolonie sei (siehe oben, p. 21).

III. Der Cellulosemantel.

1. Allgemeine Beschaffenheit.

Die Ascidiozooide des Pyrosomenstockes sind vollständig in den zylindrischen oder kegelförmigen Mantel eingehüllt und bleiben auch, wie erwähnt, zeitlebens mit dieser schützenden Hülle fest verbunden. Nur in nicht mehr lebenskräftigen Stöcken lockert sich der Zusammenhang zwischen ectodermalem Hautepithel und Mantel, und sehr bald nach dem Tode entfallen dem Stock die meisten Individuen. An konserviertem Material, welches einige Tage in Cedernöl gelegen hatte, ließen sich die Ascidiozooide zuweilen ebenfalls unverletzt aus der Mantelgallerte herauslösen.

Eine innigere Verbindung des Ectodermepithels mit dem Cellulosemantel besteht, wie bei den meisten Tunicaten, nur an der Mund- und Cloacalöffnung, indem der Mantel sich in diese hinein erstreckt (Taf. III, Fig. 1). Er reicht bis hinter den Sphincter der Mundöffnung und setzt sich an die sogenannte „Mundkrause“, jene halskrausenförmige Verdickung des Schlundepithels, in wellenförmiger Linie an. „Bei contrahiertem Sphincter erscheint die gesamte Mantelgallerte um die Ingestionsöffnung gefaltet“ (Seeliger). Ganz ähnlich liegen, wie Taf. III, Fig. 2 zeigt, die Verhältnisse an der Cloacalöffnung.

Die Bedeutung dieser Art der Verbindung des Mantels an den beiden Körperöffnungen liegt darin, daß bei Contractionen der Sphinctermuskeln die Mantelränder aneinander gepreßt werden und so den Verschluß der Öffnungen bewirken, der durch die Zusammenziehung der Muskelbänder allein wohl kaum hergestellt werden könnte. Beim Nachlassen der Contraction wird die Elastizität des komprimierten Mantelgewebes das Öffnen unterstützen, da sie den Sphincteren entgegenwirkt. Wenn ferner, wie es scheint, der Mantel auch mit dem Ventraltentakel und den übrigen Mundtentakeln, wo solche vorkommen (z. B. bei *P. spinosum* und *Agassizi*), verbunden ist, so können diese bei den Verengerungen und Erweiterungen durch Vermittelung der Mantelgallerte ebenfalls mitbewegt werden, und zwar beim Schließen in den Mund hinein, während sie beim Öffnen nach außen hervorgezogen werden müßten. Muskelfäden in den

Mundtentakeln, wie ich sie bei *P. Agassizi* nachweisen konnte, unterstützen jedenfalls diese Bewegungen.

Die Konsistenz der Mantelmasse scheint bei den einzelnen Pyrosomenformen viel weniger verschieden zu sein, als bei den Ascidien. Wir werden sie im allgemeinen als mehr oder weniger weich, gallertig, gelatinös oder lederartig zu bezeichnen haben, wenn auch die Angaben der Autoren gelegentlich darüber auseinandergehen. Peron (1804) schon schreibt, daß die „Tuberkeln" (Mantelfortsätze) viel fester seien, als der übrige Teil der Substanz. Ganz ähnlich äußert sich auch Bennett (1833). Bory (1804) fand dagegen sein Pyrosoma von ziemlich fester Konsistenz, und Voigt (1848) schreibt, daß die gallertartig durchsichtigen Organismen eine lederartige Konsistenz haben. Den Mantel von *P. spinosum* bezeichnet Herdman (1888) als „very soft", Bonnier und Perez (1907) dagegen als „résistante". Daß die oberflächliche Schicht des Mantels mitunter eine mehr lederige Beschaffenheit annehmen kann, konnte ich mehrfach konstatieren. Klebrig dürfte dagegen der Mantel der Pyrosomen selten sein, wenigstens habe ich nur einmal (*P. operculatum*) eine mit Fremdkörpern besonders verunreinigte Kolonie gesehen.

Was die Dicke und Masse des Mantels anlangt, so dürften die Pyrosomenkolonien den Synascidien nicht nachstehen. Sie übertreffen jedenfalls hierin bei weitem die meisten anderen pelagischen Tunicaten, insbesondere die Doliolen und Salpen. Der Mantel ist zufolge der oben (p. 9) beschriebenen Lagerung der Einzeltiere so dick, als ein Ascidiozooid der betreffenden Form lang ist, das heißt also z. B. für die alten Stöcke von *P. spinosum* nahezu 2 cm. Die das Einzeltier umhüllende Mantelmasse ist natürlich um so größer, je weniger dicht die Ascidiozooide geschart sind. Im allgemeinen dürfte, soweit eine Schätzung überhaupt zuverlässig sein kann, der zu einem Ascidiozooid gehörige Mantel der Masse des Weichkörpers dem Gewicht nach nicht nur gleichkommen, sondern dieses vielleicht sogar übertreffen.

Über die chemische Zusammensetzung des Cellulosemantels der Pyrosomen liegen meines Wissens genauere Angaben überhaupt nicht vor, während der Chemismus des Ascidienmantels in einer stattlichen Reihe von Arbeiten behandelt wurde. Nur Schäfer (1871) hat außer *Phallusia mammillata* auch Pyrosomen- und Salpenkörper chemisch untersucht. Allein es geht, wie schon Seeliger (Bronn, Bd. III, Supplement, p. 208) erwähnt, aus seinen Angaben nicht klar hervor, ob seine Zahlenwerte sich nur auf eine bestimmte Form beziehen oder Durchschnittswerte darstellen. Er fand 23,73 % stickstoffreie Substanz in den bei 100° getrockneten Tieren. Genauere Werte über konserviertes Material gibt folgende Tabelle:

Wasser	94,8373 %	100 %
Cellulose	1,2200 „	
Stickstoffhaltige Substanzen . . .	3,2200 „	
Asche	0,7171 „	

Es gelang ihm ferner, durch ein kompliziertes Verfahren bei Pyrosomen Chondrin nachzuweisen.

2. Der histologische Bau.

a) Die cellulosehaltige Grundsubstanz.

Im Mantel lassen sich die cellulosehaltige Grundsubstanz und die eingelagerten Mantelzellen unterscheiden. Die erstere erscheint fast stets gleichartig, homogen, strukturlos, mehr oder weniger glasartig durchsichtig und farblos oder schwach gelblich. Seeliger (1895) konnte zwar im Bereiche der Ingestions- und Cloacalöffnung in seltenen Fällen Streifen verdichteter Grundsubstanz nachweisen, jedoch liegt die Möglichkeit vor, daß es sich hierbei nur um vorübergehende, durch Contraction der Sphinctermuskeln hervorgerufene Erscheinungen und nicht um dauernde Struktureigentümlichkeiten der Grundsubstanz handele.

Die Bildung des Cellulosemantels, die Ausscheidung der Grundsubstanz, beginnt nach Salensky (1892, p. 11 ff.) schon zu der Zeit, wo der Embryo noch eine mächtig entwickelte Dotterblase besitzt. Sie erfolgt ausschließlich durch die Ectodermzellen. Eine Mitwirkung der eingewanderten Mesodermelemente, wie sie nach Salensky (1895) für Ascidien, z. B. für *Didemnum niveum*, zu gelten scheint, findet hier nicht statt. Der Raum zwischen dem Ectoderm und der Follikelhaut des Cyathozooids, welcher der späteren Celluloseschicht entspricht, soll anfangs, ehe feste Cellulosesubstanz nachweisbar ist, mit heller Flüssigkeit erfüllt sein. Salensky sah jedenfalls die Follikelhülle gefaltet und vermißte eine gewisse Festigkeit, welche etwa vorhandene Cellulose hervorgebracht haben müßte.

Wenn Salensky (p. 15) weiter berichtet, „die Ascidiozooide (gemeint sind nach dem Zusammenhange zweifellos die 4 ersten Ascidiozooide der Kolonie) scheiden keine Celluloseschicht selbständig aus, der Cellulosemantel, von dem sie in den späteren Entwickelungsstadien umhüllt sind, stammt von dem des Cyathozooids ab“, so dürfte diese Beobachtung einigen Zweifel erregen. Es ist jedenfalls nicht recht einzusehen, warum das ectodermale Hautepithel der 4 ersten Ascidiozooide sich so ganz anders verhalten sollte, als das aller folgenden, die von diesen 4 ersten durch Knospung abstammen und doch zweifellos den Cellulosemantel der ganzen Kolonie ausscheiden.

b) Die Mantelfortsätze.

Die Oberfläche des Cellulosemantels ist bei keiner Art ganz glatt. Schon die jüngsten Viererkolonien zeigen eine feinkörnig rauhe Oberfläche. Bei den erwachsenen Kolonien aller Arten erweist sich sowohl die äußere als auch die innere, den gemeinsamen Cloacalraum begrenzende Oberfläche des Cellulosemantels mehr oder minder granuliert, durch warzenförmige Erhebungen rauh. Bei *P. Agassizi* fand ich ver-

einzelt die gesamte äußere Manteloberfläche von kreuzweis sich durchziehenden Vertiefungen in abgerundet viereckige Felder geteilt, die plattenförmig mit stark granulierter Oberfläche aneinanderstießen, während die Furchen zwischen ihnen glatt waren. An einzelnen Stellen, so z. B. an der Mundöffnung der enorm verlängerten Schlundrohre der alten Tiere von *P. ovatum*, wird die Rauhigkeit größer (Taf. II, Fig. 4); die Mantelgallerte erhebt sich fast papillenförmig. Inmitten einer jeden Papille läßt sich eine Mantelzelle wahrnehmen. Auch die Ränder der Mantelfortsätze erscheinen zuweilen stark gezähnelt.

Außer diesen oberflächlichen Rauhigkeiten, die erst dem bewaffneten Auge erkennbar werden, zeigt der Mantel der meisten Arten größere Erhebungen, Fortsätze und Dornen, die beim ersten Blick auffallen und in Stellung, Form und Größe bei den verschiedenen Arten sich unterscheiden. Sie erleichtern deshalb die Erkennung und Bestimmung derselben und deuten in einzelnen Fällen sicher verwandtschaftliche Beziehungen an, weshalb sie systematische Verwertung finden können.

So bildet der Mantel bei *P. giganteum* dorsal über der Ingestionsöffnung einen mehr oder weniger langen, meist lanzettlich zugespitzten Fortsatz, der mit ventraler, löffelförmiger Einkerbung zum Munde führt (vgl. Taf. II, Fig. 2). Ähnlich gestaltet, mit einer mehr trichterförmigen Aushöhlung, ist der dorsale Auswuchs an der Mundöffnung von *P. triangulum*. Etwas kleiner, mehr dornförmig, nach dem Rücken zu gerichtet erweist sich die dorsale Mantelerhebung bei *P. atlanticum* (vgl. Textfig. 1, p. 2). Ventral von der Mundöffnung stehen scharf drei- oder vierkantige, rückwärts gerichtete Manteldornen bei *P. spinosum* und *Agassizi* (Taf. I, Fig. 1). Endlich umhüllt ein kraterartiger Wall des Mantels die Mundöffnungen der alten Tiere von *P. aherniosum*; eine wulstig überhängende Mantelverlängerung kennzeichnet die Mundöffnung von *P. ovatum* (Taf. II, Fig. 4).

Die geschlossene Stockspitze von *P. Agassizi* zeigt endlich eine eigentümliche Manteloberfläche: Von ihr laufen 10 Kanten und zwischen diesen 10 flache Mulden mehr oder weniger weit herab. In ihnen liegen die Mundöffnungen der meisten Ascidiozooide. Ferner finden sich nur bei dieser Form im Umkreise des Diaphragmas vier ansehnliche lanzettliche Mantelfortsätze, die vielleicht kleine pelagische Organismen abhalten sollen, in die gemeinsame Cloacalhöhle einzudringen.

Auch bei den Ascidien kommen Mantelfortsätze und Stacheln häufig vor. Sie sind dann im einfachsten Falle, wie die eben vom Pyrosomenstock beschriebenen Gebilde, Erhebungen der Cellulosegrundsubstanz mit ihren Mantelzellen. Die komplizierter gestalteten Mantelfortsätze einiger Ascidien, die, mit Gefäßen ausgestattet, sich mehr oder minder reich verzweigen (vgl. Bronn, III. Supplement, p. 236 ff.), haben kein Analogon im Pyrosomenstock.

Die Bedeutung der Mantelfortsätze des Pyrosomenstockes dürfte darin gelegen sein, daß sie Schutzeinrichtungen sowohl der ganzen Kolonie, als auch jedes einzelnen Individuums darstellen. Es erscheint jedenfalls der ganze Stock wie mit Stacheln überschüttet, von deren Konsistenz schon die ältesten Beobachter (Peron 1804, Bennet 1833) berichten. daß sie viel fester und steifer seien als der übrige Teil der Substanz*). Vielleicht, daß sich doch pelagische Angreifer dadurch abhalten lassen. Andrerseits deutet ihre Stellung ventral oder dorsal von der oft weit über den Stockkörper herausragenden Mundöffnung an (*P. giganteum*, *ovatum*, *atlanticum*), daß sie gleichzeitig für jedes Einzeltier einen Schutz abgeben können, indem kleinere pelagische Organismen abgehalten werden könnten, in die Kiemenhöhle einzudringen, falls sie nicht passiv mit dem Strome des Atemwassers hineingezogen werden. In der Tat trifft man relativ selten fremde Organismen im Kiemendarm der Ascidiozooide an. Freilich darf nicht verschwiegen werden, daß diejenigen Arten, welche Mantelfortsätze nicht besitzen (*P. verticillatum*, *operculatum*), auch ohne diese Schutzwaffen sich behaupten können. Einen Nachteil müssen die Fortsätze bei der Fortbewegung insofern bedeuten, als sie den Widerstand vermehren. Jedoch dürfte die Oberflächenvermehrung, welche durch die Stacheln bedingt wird, gegenüber der durch die verlängerten Schlundrohre hervorgebrachten kaum in Betracht kommen, und ferner könnte eingewendet werden, daß die Schwebfähigkeit der Kolonie dadurch gewönne. Vielleicht ist es kein Zufall, daß z. B. bei den ventral vor der Mundöffnung stehenden dreikantigen Mantelfortsätzen von *P. spinosum* (Taf. II, Fig. 1) und *P. Agassizi* die schneidende Kante ebenfalls bauchwärts, also der Stockspitze zugekehrt ist. Sie liegt somit in der Bewegungsrichtung der Kolonie. Hervorragende Schlundrohre, welche Widerstand schaffen würden, fehlen beiden Formen. Die Stöcke, wenigstens von *P. spinosum*, aber erreichen außerordentliche Größe (bis 4 m). Es würden die Dornen also hinsichtlich der Widerstandsverhältnisse beim Schwimmen sehr zweckmäßig konstruiert sein, aber auch hinsichtlich der Schutzwirkung für die Mundöffnung des Ascidiozooids, da Organismen, welche bei der Vorwärtsbewegung der Kolonie die Fortsätze in entgegengesetzter Richtung passierten, mit dem Wasserstrome über den rechten oder linken Rücken des Dornes herunter- und an der Mundöffnung vorbeigleiten müßten.

Schließlich muß noch der Form des Mantels bei jungen, eben geborenen Kolonien gedacht werden (Taf. II, Fig. 3). Die meisten von diesen tragen, ziemlich regelmäßig verteilt, längere oder kürzere, ver-

*) Nebenher sei bemerkt, daß beide Forscher ausdrücklich die Durchsichtigkeit und den Glanz der „Tuberkeln“ hervorheben; sie seien geschliffen wie viele Diamanten, sagt Peron. Vielleicht, daß es sich dabei um Lichtbrechungs- und Dispersionserscheinungen handelt, welche die meist dreieckig (also prismenartig) gestalteten Fortsätze hervorrufen.

schieden geformte Mantelfortsätze, welche aber mit der Vergrößerung der Kolonien allmählich zurücktreten und schließlich ganz verstreichen. Sie haben daher mit den Fortsätzen der entwickelten Kolonien nichts zu tun.

Die Bedeutung dieser larvalen Mantelfortsätze liegt zweifellos darin, daß sie die Oberfläche der kleinen Kolonie beträchtlich vergrößern und somit die Schwebfähigkeit derselben erhöhen, wie wir es von ähnlichen Einrichtungen vieler planktonischer Organismen kennen. Nach den am lebenden Material gemachten Beobachtungen vieler Forscher ist die Eigenbewegung der Pyrosomenkolonien recht schwerfällig und gering; bei den jüngsten Kolonien ist eine solche wohl überhaupt kaum vorhanden. Wenigstens sah Seeliger (1895, p. 11) im Aquarium die Stöckchen unmittelbar nach dem Verlassen der Muttertiere, wenn die Mantelfortsätze noch fehlen, ohne Eigenbewegung langsam zu Boden sinken und dort bewegungslos verharren. Damit würden die Beobachtungen von Chun (1888, p. 42) übereinstimmen, „daß die Pyrosomen als Larven die Tiefe bevorzugen, und daß sie im Laufe des Winters, zu jungen Kolonien herangewachsen, sich an die Oberfläche begeben“. Da sich nun die Fortsätze kurze Zeit nach der Geburt entwickeln, könnten sie einmal ein rasches Sinken in allzugroße Tiefen verhindern und sodann beim Aufsteigen von Bedeutung sein, wenn dasselbe namentlich mehr ein passives, durch Strömungen bewirktes, wäre. Wenn endlich im freien Ozean auch jüngere, mit zahlreichen Dornen versehene Kolonien an der Oberfläche angetroffen werden, so würde diese Tatsache wieder auf jene Bedeutung der Fortsätze hinweisen.

c) Die Mantelzellen.

Die cellulosehaltige Grundsubstanz enthält zahlreiche Zellen, die von Salensky (1892) beim Studium der Embryonalentwickelung der Pyrosomen als ausgewanderte Mesodermelemente nachgewiesen wurden. Zwar gibt er die Möglichkeit zu, daß sich darunter auch Zellen befinden können, die aus dem Verbande des ectodermalen Hautepithels getreten sind; die Hauptmasse aber der in der Cellulose vorkommenden beweglichen Zellen sind Mesodermzellen, die von dem Zerfall eines „Mesodermschlauches“ im Cyathozooid (siehe unten) herrühren. Ihre Form ist nach Salensky auf diesen frühen Stadien sehr verschieden. Die meisten erscheinen abgerundet; einige sind mit Pseudopodien versehen. Ein fein granuliertes Plasma umgibt den sehr verschieden gestalteten, runden, wulstförmigen, vier- oder fünfeckigen, stark lichtbrechenden Kern.

Nachdem die Auswanderung der Mesenchymzellen ihre höchste Stufe erreicht hat, fängt die Ausscheidung der Cellulosesubstanz an. Dabei vollzieht sich eine Lageveränderung der Mesenchymzellen, woraus wieder ein eigentümliches Aussehen der Oberfläche des Embryos erwächst. Sie erscheint nämlich in vier-, fünf- oder sechseckige Felder geteilt, die

von regelmäßigen Zellenreihen begrenzt sind. Schnitte (Taf. III, Fig. 5) zeigen, „daß diese wabenförmig angeordneten Zellreihen eigentlich Zellenlamellen darstellen, welche, senkrecht gestellt, die ganze Dicke der Celluloseschicht durchsetzen und größtenteils nur aus einer Zellenlage zusammengesetzt sind". Diese Mesenchymzellen sind abgeplattet und entbehren der pseudopodienartigen Fortsätze (Salensky). Die Felderung des Mantels vom Cyathozooid läßt sich später auch auf der Manteloberfläche der vier ersten Ascidiozooide nachweisen, was daraus zu erklären ist, daß nach Salensky der Mantel des Muttertieres sich über die Ascidiozooide hinweglegt.

Bei erwachsenen Kolonien sind die histologischen Verhältnisse des Mantels wiederholt untersucht worden, so von Huxley (1860), Panceri (1872), Joliet (1888), Lahille (1890), am eingehendsten von Seeliger (1895), dessen Darstellung wir folgen werden.

Was zunächst die Verteilung der Mantelzellen anlangt, so scharen sie sich besonders dicht an der inneren Oberfläche, welche die gemeinsame Cloakenhöhle begrenzt, während sie an der äußeren Wand, im Umkreise der Ingestionsöffnungen, oft nur spärlich vorhanden sind.

Die verschiedene Form der mesenchymatischen Zellelemente (Taf. III, Fig. 6) erklärt sich aus deren Herkunft. Mit den Mesodermzellen, welche zwar noch in der primären Leibeshöhle liegen, aber dem Ectoderm anlagern und sich anschicken, dasselbe zu durchsetzen, stimmen die abgerundeten, eiförmigen oder kugeligen Mantelzellen überein. Diese verwandeln sich zum Teil in sternförmige, bindegewebsartige Elemente, mit verästelten, pseudopodienartigen Fortsätzen, zum Teil verändern sie ihre Gestalt nur wenig und bleiben plasmareich. Sie sind es, welche sich durch Teilung vermehren. Dabei folgt offenbar der Kernteilung nicht immer eine Zellteilung, denn es lassen sich sowohl rundliche als auch bereits sternförmige Mantelzellen mit zwei deutlich gesonderten Kernen nachweisen.

Sehr selten fand Seeliger Zellen mit Vacuolen (Taf. III, Fig. 6). „Entweder fanden sich mehrere Vacuolen in der unregelmäßig gestalteten Zelle, so daß das Plasma in Form eines groben Netzwerkes erschien, oder eine einzige sehr umfangreiche erfüllte den größten Teil der fast kugelförmigen, sehr stark ausgedehnten Zelle, während das Plasma wandständig und nur im unmittelbaren Umkreise des Kernes in etwas dickerer Schicht erhalten blieb." Er ist der Ansicht, daß diese vacuolisierten Zellen nicht mehr lebens- und entwickelungsfähig, sondern in Degeneration begriffen seien.

Besonderer Erwähnung bedürfen die spindel- und fadenförmigen Mantelzellen, weil sie die sogenannten Faserzüge oder Faserstränge aufbauen, durch welche die Einzeltiere des Stockes miteinander in Verbindung stehen. Schon mit schwachen Systemen sieht man bei seitlicher Betrachtung der Ascidiozooide, daß sich an die Enden der Cloaken-

muskeln 2—3 mehr oder weniger regelmäßig verlaufende Stränge ansetzen. Bei stärkeren Vergrößerungen zeigt sich, daß diese aus einzelnen, zu Längsfasern angeordneten spindelförmigen Zellen bestehen (Taf. III, Fig. 7).

Bezüglich der Entstehung dieser Längsfasern gibt Seeliger an, daß von den zahlreich im Mantel sich findenden spindelförmigen Zellen einige mit ihren Längsachsen sich etwa in die Verlängerung der Cloakenmuskeln einstellen, mit ihren Enden zusammenlegen und so die Längsfasern sukzessive aufbauen.

Die Faserzüge sind natürlich von den Enden der Cloakenmuskeln, da diese ja in der Leibeshöhle liegen, durch das einschichtige ectodermale Hautepithel getrennt. Es verdickt sich hier oft beträchtlich (Taf. III, Fig. 7) und macht es zweifelhaft, ob zwischen den Fibrillen der Cloakenmuskeln und den Mantelzellen Verbindung besteht, ob also die Faserzüge nur direkte Fortsetzungen der ersteren sind oder nicht.

In der Deutung der Faserstränge weichen die Autoren mehrfach voneinander ab. Während Panceri und Joliet sie als Muskelfaserzüge ansprechen — ersterer führt das sukzessive Aufleuchten aller Ascidiozooide bei Reizung eines derselben darauf zurück —, läßt Huxley diese Frage unbeantwortet, und Lahille leugnet die Muskulatur. Auch Seeliger erscheint es sehr zweifelhaft, ob die Faserzüge nach Art echter Muskelfibrillen aktive Contractilität besitzen. Ich habe bei verschiedenen Arten Teile von Faserzügen beobachtet, die histologisch schwer von echten Muskeln zu unterscheiden sein dürften. Die Fortsätze der spindelförmigen Zellen liegen streng parallel und dicht nebeneinander, die Kerne zwischen ihnen erscheinen sehr lang ausgezogen oder sind überhaupt nicht mehr nachweisbar. Jedenfalls müssen die Faserzüge, wie Seeliger mit Recht hervorhebt, „dehnbar sein und genügend Elastizität besitzen, um zur ursprünglichen Länge zurückzukehren, wenn beim Spiel der Cloakenmuskeln die Enden derselben, die durch die Faserzüge verbunden sind, sich nähern und voneinander entfernen". Sie könnten ferner sehr wohl das Mittel sein, durch welches Reize auf benachbarte Individuen übertragen werden; denn bei der Contraction der Cloakenmuskeln eines Ascidiozooids muß auf alle sich ansetzenden Faserzüge ein Zug ausgeübt werden, der sich auf die Muskeln der benachbarten Tiere überträgt und diese ebenfalls zur Contraction veranlaßt.

Spindelförmig langgestreckte Mantelzellen lassen sich ferner am Diaphragma zahlreich nachweisen. Sie bilden entweder längere oder kürzere, circulär verlaufende Fasern oder ziehen unregelmäßig nach den verschiedensten Richtungen hin. Einen völlig geschlossenen Ring bilden die Fasern selten, weshalb ihnen wohl ebenfalls mehr die Bedeutung elastischer Elemente zukommen dürfte, während die Bewegungen des Diaphragmas durch die Muskulatur der Mantelgefäße hervorgerufen werden.

Zu kürzeren oder längeren radiären Fäden vereinigte Mantelzellen beobachtete schon Huxley an der Mundöffnung, wo sie vielleicht bei der Bewegung des circumoralen Feldes beteiligt sind.

Bemerkenswert erscheint es mir, wie dicht die spindelförmigen Mantelzellen an der inneren, die Stockhöhle begrenzenden Oberfläche geschart sind, und zwar so, daß ihre pseudopodienartigen Fortsätze im großen und ganzen unter sich nahezu parallel und senkrecht zur Stockachse gerichtet sind. So kommen gewissermaßen in horizontaler Ebene circulär um die Stockhöhle verlaufende Bänder von Mantelzellen heraus, die am dichtesten zwischen den Egestionsöffnungen erscheinen. Während die Faserzüge wesentlich die Festigung und Verbindung der einzelnen Individuen der Kolonie in der Richtung der Längsachse derselben besorgen, dürften diese bandartigen, circulären Schwärme einen festeren Zusammenhalt der Ascidiozooide in der dazu senkrechten Richtung bewirken.

Die 4 Primärascidiozooide und alle anderen Einzeltiere, soweit sie zu Etagen angeordnet sind, werden ferner auch dadurch zusammengehalten, daß von dem ventralen Ende jedes Cloakenmuskels zur selben Stelle des Nachbartieres spindelförmige Mantelzellen hinüberziehen. Auf diese Weise sind also sämtliche Individuen einer Etage direkt mittels ihrer Cloacalmuskeln zu einem Ring verbunden.

Ein ectodermales Plattenepithel polygonaler Zellen soll sich nach Lahille (1890) bei den Pyrosomen auch auf der äußeren Manteloberfläche finden. Entstanden sei dieses äußere Ectodermepithel durch Spaltung vom inneren; zwischen beiden breite sich der Mantel aus. Schon Seeliger (1895) widerspricht diesem Befunde, indem er erklärt, daß zwar manchmal solche oberflächliche Zellen ziemlich dicht aneinandergelagert angetroffen werden, ein kontinuierliches äußeres Epithel aber nicht nachzuweisen sei (Taf. III, Fig. 3). Es handele sich dabei nur um solche Mesodermzellen, welche die gesamte Celluloseschicht durchwandert haben und bis an die Oberfläche gelangt sind. Das Plasma dieser stark abgeflachten, unregelmäßig konturierten Zellen ist auf ein spärliches Netzwerk reduziert, der Kern durchweg äußerst chromatinarm oder auch ganz geschwunden, so daß es sich zweifellos um Zellen handelt, die in Auflösung begriffen sind und entweder resorbiert oder abgestoßen werden.

Ich habe eine ganze Reihe Stöckchen verschiedener Arten daraufhin untersucht und kann bestätigen, daß die meisten Kolonien ein oberflächliches, kontinuierlich ausgebreitetes Plattenepithel nicht besitzen.

Nur bei einzelnen mittelgroßen Stöcken von *P. giganteum* habe ich einen fast über die ganze Kolonie ausgedehnten oberflächlichen Zellbelag beobachtet. Nur wenigen Stellen fehlte er. Die Zellen schließen hier fast lückenlos aneinander und lockern sich nur nach den freien Stellen hin etwas. Das Aussehen könnte an verstreute Fischschuppen erinnern. Wie weit die Umbildung der Zellstruktur bei diesen oberflächlichen Zellen gehen kann, soll Taf. IV, Fig. 4 zeigen. Die ursprüngliche kugel-, spindel-

oder sternförmige Gestalt der Mantelzellen ist völlig verloren gegangen, sie sind zu platten Zellen von polygonalem Umriß geworden. Ein mehr oder weniger fein blasig oder wabig angeordnetes Plasma erfüllt meist nicht den gesamten Zelleib. Der centrale Kern erscheint als stark färbbare, homogene Masse von stab-, keulen- oder kugelförmiger Gestalt, umgeben von einer scharf abgesetzten, granulierten und ebenfalls tinktionsfähigen Partie, von welcher die feinen Plasmalamellen auszustrahlen scheinen. Ich bin im Zweifel, ob dieser Hof dem Kern zuzurechnen ist oder nicht. Runde Kerne zeigen bisweilen noch einen konzentrisch-schaligen Aufbau. Übergänge von den normalen bis zu diesen stark umgebildeten Mantelzellen lassen sich unmittelbar unter der Manteloberfläche zuweilen nachweisen: die pseudopodienartigen Fortsätze werden eingezogen. Darauf schwillt der Zelleib mächtig kugelig an; das Plasma wird wabig und endlich flacht sich die Zelle ab und rückt an die Oberfläche.

Auch in den oberflächlichen Partien des Mantels von *P. Agassizi* treten stark sternförmig verästelte Mantelzellen auf, die mit ihren Fortsätzen untereinander in Verbindung stehen und so ebenfalls einen, wenn auch nicht dichtgeschlossenen Belag oberflächlicher Mantelzellen darstellen, dabei sich aber in ihrer Ausbildung nicht wesentlich von den übrigen Mantelzellen entfernt haben.

Degenerierte Zellen von der in Taf. III, Fig. 3 dargestellten Art trifft man zuweilen auch massenhaft in den oberflächlichen Mantelpartien am Diaphragma. Die Gallertsubstanz erscheint bei den konservierten Stöcken hier oft krausenartig aufgeworfen, gleichsam aufgequollen und ist dann mit jenen Zellen dicht erfüllt. Welche Bewandtnis es mit diesen hat, vermag ich nicht sicher anzugeben; vielleicht handelt es sich um Blutzellen, die aus den Mantelgefäßen des Diaphragmas ausgetreten sind.

Das Wandern der Knospen. Noch muß einer Tätigkeit der stern- und spindelförmigen Mantelzellen gedacht worden, auf die zuerst Neumann (1909) aufmerksam gemacht hat. Es ist der Transport der abgeschnürten Knospen vom Orte ihrer Entstehung an ihren definitiven Platz (vgl. S. 13ff.).

Das Wandern der Knospen wurde, soviel ich weiß, zuerst von Seeliger (1895) festgestellt. Mit Bezug auf junge Stöckchen von *P. aherniosum* schreibt er p. 65 beiläufig: „Bei mehreren Stöcken diesen Alters findet man zwischen den drei Etagen jüngere Knospen, die im Begriff sind, sich nach dem Basalende (der Kolonie) vorzuschieben“. Vor ihm hatte Joliet (1881) noch angegeben, daß die vier Primärascidiozooide durch die an ihrer Ventralseite entstehenden Knospen allmählich an das offene Ende der Kolonie gedrängt würden.

Es ist nun verwunderlich, daß den älteren Autoren eine Wahrnehmung an wandernden Knospen scheinbar völlig entgangen ist. Schon bei schwachen Vergrößerungen beobachtet man ganz konstant an deren Rückenseiten, die, wie bemerkt, während der Vorwärtsbewegung stets der offenen

Stockbasis (dem Ziele der Wanderung) zugekehrt bleiben, einen Schwarm von Zellen (Taf. IV, Fig. 5). In der Form meist dreieckig, zipfelförmig, sitzt er mit breiter Basis der Rückenfläche an ihrem hervorragendsten Punkte auf; zuweilen erscheint er auch in zwei, und dann schmälere, divergierende Zipfel geteilt. Mehr vereinzelt liegen Zellen auch den beiden Flanken und der Hinterseite der Wanderknospe an. Die genauere Untersuchung mit stärkeren Vergrößerungen ergibt, daß es sich um einen Haufen langgestreckter Zellen handelt, die der Hauptmasse nach mit ihren Längsachsen in der Bewegungsrichtung liegen. Nur ein kleiner Teil, nämlich die unmittelbar am Knospenkörper befindlichen, erscheinen mit ihren Längsseiten platt an die Rückenfläche desselben angelegt. Mit ihren Zelleibern stehen sie alle untereinander in Verbindung. In der Form sowohl als auch histologisch, sind sie von den spindel- und sternförmigen Mantelzellen nicht zu unterscheiden.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß es sich hierbei um Phorocyten oder Trägerzellen handelt, die bestimmt sind, die Knospen von ihrer Ursprungsstelle an den definitiven Platz zu schleppen. Denn einmal lassen sich an sämtlichen auf Wanderung befindlichen Knospen diese Zellschwärme nachweisen, und zwar nur an deren Rückenseiten, die während der Wanderung in der Bewegungsrichtung liegen. Dagegen besitzen die an langen Stielen aufgereihten, unter sich verbundenen Knospen von *P. Agassizi* und *spinosum* (vgl. oben, S. 19) nie derartige Zellhaufen. Ferner beginnen die Zellen sich erst einzustellen, sobald eine Knospe unmittelbar vor ihrer Abschnürung steht, und sie verschwinden wieder, nachdem die Knospe sich fixiert hat. Endlich wissen wir, daß auch bei andern Tunicaten, wo Knospen wandern, Phorocyten dabei das Transportgeschäft übernehmen.

Bei *Anchinia* wies sie zuerst Korotneff (1883, 1884) und dann auch Barrois (1885) nach. Für *Doliolum* stellte dasselbe gleichzeitig Barrois und für *Dolchinia* endlich wieder Korotneff (1891) fest. Ich selbst (Neumann 1906) konnte mich von der geradezu erstaunlich exakten und vielgestaltigen Tätigkeit der Phorocyten bei *Doliolum* überzeugen.

Über ihr Verhalten im einzelnen sei noch folgendes mitgeteilt. Bereits unmittelbar vor der Abschnürung einer Pyrosomenknospe sieht man eine Anzahl Zellen am dorsalen Pol auf der Stelle versammelt, wo die Durchschnürung des Stolos erfolgt. Zwar sind sie zu der Zeit noch nicht irgendwie geordnet, sondern offenbar nur in Bereitschaft, um sofort nach erfolgter Abtrennung die Knospe unter der Ventralseite des Muttertiers hervor und in die Gasse zwischen diesem und dem Nachbarascidiozooid einzuschleppen. Da nun normalerweise in zwei- oder mehrreihigen Stöckchen vor diesem Zwischenraume (basalwärts) der Weg durch ein Einzeltier der folgenden Etage versperrt erscheint (vgl. S. 13ff.), muß der Kurs geändert, die Knospe entweder rechts oder links um dieses Ascidiozooid herumgezogen werden. An dieser Stelle befindliche Knospen stehen daher mehr oder weniger quer zur Längsachse des Stolos. Dabei gelingt es

öfters, zu beobachten, wie der Phorocytenschwarm in zwei Zipfel sich aufgelöst hat, welche divergierend von der Knospe in der Richtung der beiden möglichen Wege ausstrahlen, ein Zeichen dafür, daß jeder Zipfel bemüht ist, die Knospe in seiner Richtung weiter zu schleppen. Gewisse Bilder lassen sogar den Schluß zu, daß in solchen Fällen der unterliegende Teil der Zellen ausschwärmt. Beim Einschwenken in eine „Gasse“ zwischen zwei Einzeltieren verlängert sich der Zellenschwarm oft außerordentlich. Man sieht die vordersten Phorocyten bereits neben der Rückenfläche der beiden Ascidiozooide dieser Etage (also basalwärts) wieder hervortreten, in welche die Wanderknospe eben erst einbiegt. Der Zellenschwarm hat also dann mindestens eine Länge erreicht, die der Höhe eines Ascidiozooids (2—3 mm) gleichkommt. Während des Durchwanderns der engen „Gasse“ selbst werden zuweilen die seitlichen Körperwandungen der beiden Ascidiozooide von der Wanderknospe erheblich eingedrückt, die Peribranchialräume jener erscheinen auf schmale Spalte reduziert. Ich habe aber nie hier eine Knospe festgeklemmt gesehen.

Ist der definitive Platz erreicht, löst sich die zipfelförmige Anordnung der Phorocyten auf; man beobachtet ein mehr oder weniger ungeordnetes Durcheinander. Schnitte durch diese Zone lassen mit ziemlicher Sicherheit den Schluß zu, daß die Zellen nach vollendetem Transport nicht wieder in den Mantel ausschwärmen, sondern daß sie degenerieren und wahrscheinlich resorbiert werden. Das Chromatin des Kernes ballt sich zu einzelnen Klumpen zusammen, Vacuolen treten gleichzeitig auf, das Zellplasma geht in ein nicht färbbares Gerinnsel über. Oder der gesamte Kern, und das scheint für die in der Nähe des Knospenkörpers gelegen Zellen zu gelten, wandelt sich in eine langgestreckte, äußerst intensiv färbbare Masse um, in der distinkte Teile nicht mehr zu erkennen sind. In diesem Zustande liegen zahlreiche Kerne dem Ectoderm der Knospe an. Ganz Ähnliches wurde auch an den fixierten Knospen bei *Doliolum* (Neumann 1906) beobachtet.

3. Bedeutung und Nutzen des Cellulosemantels.

Nach dem im vorigen Abschnitt Ausgeführten kann es keinem Zweifel unterliegen, daß der Mantel der Pyrosomen dem der Ascidien und somit dem Gehäuse der Appendicularien homolog ist. Alle drei Bildungen sind Produkte des ectodermalen Hautepithels. Während aber in den Mantel der Ascidien und Pyrosomen Mesodermelemente einwandern und Cellulose hier wie dort ausgeschieden wird, fehlt beides dem Gehäuse der Appendicularien. Außerdem bleibt der Mantel zeitlebens mit dem Tier verbunden, das Gehäuse dagegen löst sich leicht vom Tiere ab und kann oft erneuert werden.

Was den Nutzen des Cellulosemantels für die Einzeltiere anlangt, so dürfte er in erster Linie als Stütz- und Schutzorgan für den zarten Weichkörper in Betracht kommen. Diese Aufgabe vermag der Mantel zu lösen, weil ihm, wie ausgeführt, einerseits eine gewisse Festig-

keit, Steifheit und Härte, andererseits auch eine ansehnliche Mächtigkeit zukommt. Die auf seiner Oberfläche bei vielen Arten entwickelten scharfkantigen, spitzen Dornen und Stacheln vermögen im einzelnen Falle als Waffen sicher kleinere Angreifer abzuhalten. Insbesondere wird der „Brut“, den zahlreichen Knospen, Schutz gewährt, mögen sie noch mit dem Muttertiere in Verbindung stehen oder bereits von ihm losgelöst, auf Wanderung sein. Auch die jungen Kolonien, die entweder im Cloaken- oder rechten Peribranchialraume des Muttertieres sich entwickeln, werden zu einer Zeit geboren, wo ein vom Cyathozooid gebildeter Cellulosemantel die vier jungen Primärascidiozooide umhüllt.

Ferner wird der Cellulosemantel für die flottierende pelagische Lebensweise von Bedeutung sein. Unter den Thaliaceen besitzen die kolonialen Pyrosomen bei weitem den stärkst entwickelten Mantel. Andererseits sind aber alle uns bekannten einzeln lebenden Thaliaceen, *Anchina*, besonders aber *Doliolum*, *Dolchinia* und *Salpa* von den Pyrosomen durch ein ungleich kräftiger entwickeltes Muskelsystem ausgezeichnet. Beides steht offenbar in einem innern Zusammenhange. Es könnte zweifelhaft erscheinen, ob sich ein Pyrosomenascidiozooid mit seinen beiden Sphinctermuskeln, je einem an der Mund- und Cloacalöffnung, und mit dem dünnen Cloakenmuskel allein fortzubewegen vermöchte. Nun sind die Ascidiozooide aber eben in großer Anzahl zu einer Kolonie in einem gemeinsamen, voluminösen Cellulosemantel vereinigt. Dadurch wird zwar die zu bewegende Masse zweifellos bedeutend vermehrt, die Lokomotion also erschwert, gleichzeitig aber das Volumen erheblich vergrößert, somit das Gewicht relativ herabgesetzt und damit die Schwebfähigkeit erhöht. Die lebende Mantelsubstanz dürfte jedenfalls spezifisch schwerer sein als das Meerwasser, wenn auch nur um sehr wenig. Darauf deuten die Beobachtungen Seeligers (1895), daß eben geborene Viererkolonien, denen eine selbständige Bewegung sowie volumvermehrende Mantelfortsätze noch fehlen, sofort nach dem Verlassen des Muttertieres langsam zu Boden sinken. Denselben Schluß lassen auch die oben (S. 13) mitgeteilten Beobachtungen von Chun (1888) zu. Der besonderen Bedeutung der Mantelfortsätze für die junge Kolonie wurde schon (S. 28) gedacht. Somit erscheint also die voluminöse Entwicklung des Mantels zur Erzielung größerer Schwebfähigkeit der pelagischen Lebensweise direkt angepaßt.

Andererseits aber werden wir die mächtige Ausbildung des Mantels als eine Folge der Koloniebildung aufzufassen haben.

Wenn alle durch Knospung entstandenen Nachkommen zu einer Kolonie vereinigt werden sollten, konnten sie — im Tunicatenstamme, wo die Ausscheidung einer Gallerthülle offenbar schon von den Stammformen erworben war — am leichtesten wohl in einem gemeinsamen Mantel Platz finden und von ihm zusammengehalten werden. Das geschah einmal bei den Synascidien und sodann wieder bei den Pyrosomen. Bei diesen letzteren aber mußte die Vereinigung in einer Weise geschehen, die nicht

nur eine rein passive, flottierende Lebensweise, sondern auch selbständige Lokomotion möglichst ungehindert gestattete. Und so sehen wir, wie die durch Knospung entstandenen Ascidiozooide sich in streng gesetzmäßiger Weise hintereinander im Mantel so fixieren, daß ein für die Bewegung äußerst zweckmäßig gestalteter Tierstock von Kegel-(Torpedo-) oder Cylinderform resultiert, der natürlich mit dem durch die vier Primärascidiozooide charakterisierten spitzeren Pol vorauseilt, getrieben durch den Rückstoß des am entgegengesetzten offenen Ende entströmenden Atemwassers. Fragt man nach dem Grunde der Stockbildung bei Pyrosomen, so dürfte vielleicht die Annahme, es habe die geringe Entwicklung des Muskelsystems die Veranlassung dazu gegeben, einige Wahrscheinlichkeit besitzen. Denn die Zusammenfassung der Einzeltiere zur Kolonie ermöglicht zweifellos eine vereinte und einheitliche Tätigkeit sämtlicher Einzelmuskelsysteme.

Wie ausgeführt, stehen ja alle Tiere des Stockes mit ihren Cloakenmuskeln durch die Mantelfaserzüge, deren muskulöse oder mindestens muskelähnliche Natur nicht zu bestreiten ist, miteinander in Verbindung. Die Ausbildung der letzteren, dieses „kolonialen Muskelsystems“, kommt aber einer Vermehrung der contractilen Elemente gleich. Fernerhin besitzen auch die den Stock durchziehenden Mantelgefäße muskulöse Wandungen. Beides, Mantelgefäße und Cloakenmuskeln, sind, wie unten gezeigt werden wird, mit Nerven reich versorgt. Alles in allem wird man sagen dürfen, daß durch die Verbindung der Einzelmuskelsysteme mittels der Mantelfaserstränge eine Zusammenfassung und durch die Ausbildung der letzteren selbst eine Vermehrung der contractilen Elemente erreicht wird, welche nicht nur die durch die Mantelmasse herrorgerufene Erschwerung der Bewegung, sondern auch die mäßige Entwicklung der Einzelmuskelsytme wettmachen dürfte. Mit vereinten Kräften wird erreicht, was dem Einzeltier wahrscheinlich unausführbar wäre. So überwanden die den *Molgula*-Larven ähnlichen Vorfahren der Thaliaceen, welche sich zu Pyrosomen weiter entwickelten, den Mangel eines zur pelagischen Lebensweise geeigneten Muskelsystems vielleicht dadurch, daß sie zur Koloniebildung übergingen, während die Vorfahren der andern Zweige des Thaliaceenastes das Ruderorgan durch mächtige Entwicklung ihres Muskelsystems ersetzten.

Außer als Stütz-, Schutz- und Schweborgan kommt der Mantel auch für Ernährung und Atmung in Betracht. Ausschließlich vermittels des Mantels werden die Wanderknospen ernährt werden müssen; denn sie sind vom Muttertier getrennt, und weder Mund- noch Cloacalöffnung ist in diesem Stadium durchgebrochen. Darauf, daß der Mantel auch respiratorische Bedeutung hat, deutet die Anwesenheit von Blutkörperchen in den Mantelgefäßen.

IV. Das Ectoderm.

1. Das Hautepithel.

Die ectodermale Leibeswand der Ascidiozooide stellt überall ein einschichtiges Epithel dar, dem der Cellulosemantel beim lebenden Tier dicht anliegt. Auch im konservierten Material läßt sich bei der Präparation nur in den seltensten Fällen Ectoderm und Cellulosemantel voneinander lösen. An den meisten Körperstellen ist das Epithel ein feines Plattenepithel. Von der Fläche betrachtet (Taf. IV, Fig. 2), erscheinen die Zellen in polygonalen, fünf- oder sechseckigen Umrissen und besitzen einen meist central gelegenen, sehr wenig färbbaren runden Kern, der besonders häufig einseitig bikuitförmig eingeschnürt erscheint. Das Zellplasma umhüllt den letzteren und erfüllt in einem spärlichen, groben Netzwerk den Zelleib. Zuweilen tritt auch eine große Vacuole in der Zelle auf.

Zu beiden Seiten der Mundöffnung, etwa in der Gegend der Leuchtorgane, ferner an der vorderen Ventralseite und zuweilen auch dorsal von der Ingestionsöffnung zeigt die Hauptmasse des Zellplasmas eine andere Struktur (Taf. IV, Fig. 1). Es nimmt intensiver Farbstoffe auf und ordnet sich zu ein oder mehreren Strängen an, die in den Nachbarzellen in gleichen Bildungen ihre Fortsetzung finden. Diese über viele Zellreihen sich erstreckenden Plasmazüge — bei schwacher Vergrößerung meint man Fibrillen zu sehen — strahlen entweder von der Ingestionsöffnung radiär auf die Flanken, die Bauch- und Rückenseite aus oder laufen bei andern Arten auch circulär um die weitere Mundregion. Das könnte den Gedanken nahelegen, daß sie zur Bewegung der Mundpartie in Beziehung ständen.

An einigen Körperstellen verwandelt sich das feine Plattenepithel in ein dickeres kubisches oder prismatisches. Das trifft zunächst für die Ectodermpartien an beiden Enden eines jeden Cloakenmuskels zu. Das verdickte Epithel erscheint hier auch ein wenig gegen den Mantel zu vorgewölbt. Sodann bestehen auch die die Mund- und Cloacalöffnung begrenzenden Ectodermteile aus höheren Zellen. Im Hautepithel der Mundöffnung, vereinzelt auch an beiden Enden des Cloakenmuskels, fällt eine charakteristische Zellgruppierung in der Flächenansicht auf (Taf. IV, Fig. 3). Eine centrale, besonders plasmareiche Zelle wird von zwei oder drei ihresgleichen mit ausgesprochen sichelförmigen Kernen umgeben. Jede der centralen Zellen trägt einen kräftigen, langen Plasmafortsatz, der sich in den Mantel hinein erstreckt. Diese auch bei anderen Tunicaten beobachteten Plasmafäden wurden von Salensky (1892) zuerst bei Pyrosomen in der Embryonalentwicklung des Cyathozooids aufgefunden (vgl. Taf. III, Fig. 5) und von Seeliger (1893) als „Secretfäden" bezeichnet, weil sie, worauf schon Salensky hingewiesen hatte, bei der secernierenden Tätigkeit des Hautepithels beteiligt sind. Sie dürften die ausscheidende Oberfläche vergrößern helfen. Beide Forscher sind der Ansicht, daß sie

vergängliche Gebilde seien, die bald da, bald dort auftreten und dann wieder rückgebildet werden. Ich habe am erwachsenen Ascidiozooid unter den Zellen des Plattenepithels niemals solche mit Secretfäden gefunden, sie dagegen besonders häufig unter den prismatischen an den Enden des Cloakenmuskels und im Mundepithel angetroffen, was vielleicht die Annahme rechtfertigt, daß die Plattenepithelien erwachsener Tiere bei der Secretion des Mantels nicht mehr oder nur untergeordnet beteiligt sind, diese Tätigkeit dagegen auf bestimmte Körperstellen beschränkt ist. Die bezeichneten, Mundöffnung und Enden des Cloacalmuskels, sind zugleich Regionen, die in beständiger Bewegung sich befinden, und es wäre immerhin möglich, daß sich dort gerade ein lebensfrisches, secretionsfähiges Epithel deshalb erhielte, weil der schützende Cellulosemantel hier besonders Abnutzungen erfahren könnte. Ob es dabei mit der vorhin beschriebenen Gruppierung der Zellen eine besondere Bewandtnis hat, vermag ich nicht anzugeben. Jedenfalls beobachtet man auch am Cloakenmuskel zahlreiche mit Secretfäden ausgestattete Zellen, welche diese Anordnung nicht zeigen.

Im jugendlichen Pyrosomenkörper sind die Ectodermzellen mit Secretfäden relativ zahlreicher. Ich zeichnete auf Taf. IV, Fig. 7 einen Schnitt durch eine Gruppe solcher aus dem dorsalen Epithel einer Wanderknospe, ein Beweis, daß auch diese während ihrer Wanderung im kolonialen Mantel selbst an der Secretion beteiligt ist. Die Ectodermzellen des Cyathozooids (Taf. III, Fig. 5) besitzen auf frühen Stadien nach Salensky 1892) fast alle sehr regelmäßig parallel angeordnete Secretfäden, welche die ganze Dicke der Celluloseschicht durchdringen und auf der Oberfläche derselben zugespitzt enden.

Daß bei einigen Pyrosomenarten an verschiedenen Körperstellen in den Zellen des ectodermalen Hautepithels Pigmente abgelagert werden, wurde oben (S. 8) schon ausgeführt.

2. Das Epithel der Mundregion.

Wie im vorigen Abschnitt schon bemerkt wurde, verdickt sich das flache Hautepithel an den beiden Körperöffnungen in der Regel ein wenig.

Während es sich aber an der hinteren einfach um den Sphincter herumschlägt und allmählich in das äußere Epithel der Cloake übergeht, erscheint die Mundöffnung durch einen ihr eigentümlichen Apparat ausgezeichnet, der eine besondere Besprechung nötig macht. Schon Huxley (1860) bildet ihn zutreffend ab und beschreibt ihn unter dem Namen „tentacular fringe“, während Seeliger (1895) ihm die Bezeichnung „Mundkrause“ gab.

Entwicklungsgeschichtlich läßt sich, wie der letztgenannte Forscher hervorhebt, bei der Knospung nicht vollkommen sicher bestimmen, inwieweit das Ectoderm sich an der Bildung dieses Apparats beteiligt. Er neigt der Ansicht zu, daß der Hauptanteil sogar dem Entoderm zufällt. Auch in der Embryonalentwicklung soll die „Mundklappe“, wie Sa-

lensky (1892) diesen Apparat nennt, aus dem Entoderm hervorgehen. Bei andern Tunicaten entstehen die homologen Bildungen, soviel festgestellt wurde, dagegen aus dem Ectoderm. Es dürfte die Herkunft des Epithels der Mundregion bei Pyrosomen vielleicht doch noch nicht als ganz sicher festgestellt gelten, weshalb es gerechtfertigt erscheint, den Mundapparat an diesem Orte zu besprechen.

Die in Rede stehende Bildung läßt sich in die „Mundkrause“ und in die von ihr ausstrahlenden Mundtentakeln gliedern.

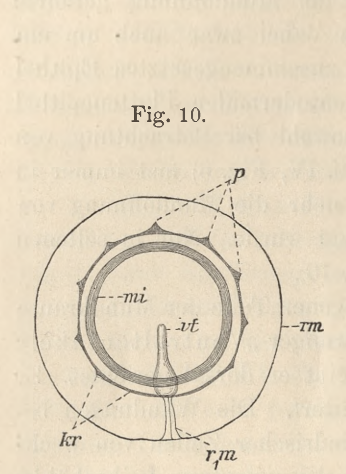
Die erstere stellt eine die Mundöffnung auf der Innenseite halskrausenförmig umsäumende Verdickung des Schlundepithels dar (vgl. Taf. I, Fig. 3; Textfigur 12). Radial durch die Mundöffnung geführte Schnitte (Taf. III, Fig. 1) zeigen, daß es sich dabei zwar auch um ein einschichtiges, aber aus hohen Cylinderzellen zusammengesetztes Epithel handelt, welches sich von dem einschichtigen entodermalen Plattenepithel scharf absetzt. Die Mundkrause erscheint sowohl bei Betrachtung von der Fläche (Textfig. 12) als auch im Profil (Taf. IV, Fig. 6) fast immer in Falten gelegt, und zwar um so stärker, je mehr die Mundöffnung von ihrem Sphincter (bei der Konservierung) verengt wurde. Nur in seltenen Fällen sieht man sie ringförmig glatt (Textfig. 10).

Von dem in der Medianebene ventral gelegenen Teile der Mundkrause strahlt nun bei allen Arten ein langer, fingerförmiger „Ventraltentakel“ in die Mundhöhle hinein aus. Sehr oft erscheint er dorsal gerichtet. Er ist stets hohl und an seiner Basis blasig erweitert. Die Wandungen bestehen aus einem Epithel kubischer oder cylindrischer Zellen von wechselnder Dicke. Er umschießt also einen Teil der primären Leibeshöhle, und in der basalen Erweiterung trifft man auch stets Blutzellen in großer Menge an, die allerdings, wie weiter unten noch erörtert werden soll, in ihrem histologischen Charakter von den in andern Teilen der Leibeshöhle flottierenden erheblich abweichen. Vielleicht hat diese Tatsache zusammen mit der andern, daß je ein starker Ast des zweiten Nervenpaares (siehe unten, S. 48) in der Gegend des Ventraltentakels einstrahlt, Ussow (1876) veranlaßt, die bläschenförmige basale Erweiterung desselben als eine Gehörblase aufzufassen. Er zeichnet in Taf. II, Fig. 8 *E* ein allerdings vom Tentakel getrenntes Bläschen mit Otolithen an der Mundöffnung von *P. giganteum.* Joliet (1888) und auch Salensky (1892) sehen den Zweck des blutführenden Hohlraums darin, daß durch die wechselnde Blutmenge ein Strecken und Aufrichten des Tentakels erfolgen könne, daß, wie Salensky sich ausdrückt, es möglich sei, den ganzen Apparat in einen Erectionszustand zu versetzen, um dadurch die Ingestionsöffnung vollständiger zu schließen. Es wird sich diese Frage nur durch Beobachtung des lebenden Tieres entscheiden lassen. Der Ventraltentakel und die übrigen Mundtentakeln, wo solche sich finden, können aber zweifellos durch Muskeln bewegt werden. Es lassen sich bei allen Arten Muskelfäden nachweisen, die an die Ringmuskelzüge des Schlundrohrs ansetzen oder

auch frei im Entoderm ventral enden und in das basale Epithel des Ventraltentakels einstrahlen (vgl. Textfig. 11 u. 12, $r_1 m$).

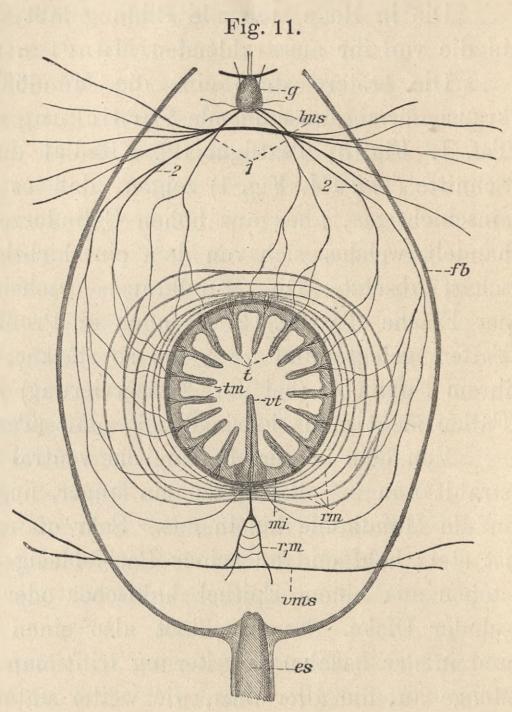
Außer dem Ventraltentakel zählte Huxley (1860) bei *P. giganteum* konstant 12 kleinere, unregelmäßig gestellte Tentakeln; Joliet (1888) beschrieb bei derselben Form außer dem längeren unpaaren noch acht kleinere, während endlich Lahille von 16 Tentakeln, vier großen und zwölf kleinen,

Fig. 10.



Mundkrause von *P. verticillatum* bei völlig geöffneter Ingestionsöffnung. *kr* = Mundkrause; *mi* = Sphincter der Ingestionsöffnung; *p* = papillenförmige Fortsätze der Mundkrause; *rm* = Ringmuskelfaser; $r_1 m$ = Radiärmuskelfasern; *vt* = Ventraltentakel.

Fig. 11.



Mundregion von *P. Agassizi.* *es* = Endostyl; *fb* = Flimmerband; *g* = Ganglion; *lms* = laterales Muskelsystem; *mi* = Sphincter der Ingestionsöffnung; *rm* = Ringmuskelzüge; $r_1 m$ = Radiärmuskelfasern; *t* = Mundtentakeln; *tm* = Tentakelmuskeln; *vms* = Ventralmuskelsystem; *vt* = Ventraltentakel. 1, 2 = erstes, zweites Nervenpaar.

spricht, die regelmäßig so verteilt seien, daß zwischen zwei größeren immer drei kleinere ständen. Seeliger (1895) konnte die Befunde nicht bestätigen und meint, daß hier zufällige Contractionszustände für normale Verhältnisse angesehen worden seien. Ich kann ihm hierin beipflichten.

Von eigentlichen Tentakeln außer dem Ventraltentakel kann bei der genannten Form und auch bei den anderen Arten (mit Ausnahme von *P. Agassizi* und *spinosum*) keine Rede sein. Gleichwohl besitzt die Mundkrause sehr oft eine Anzahl kurze, papillenförmige Auswüchse, die aber nur zu erkennen sind, wenn die Mundöffnung völlig geöffnet ist, die Mundkrause selbst also keinerlei Faltung aufweist (Textfig. 10). Dann

sieht man unzweifelhaft, daß von ihr eine bei den einzelnen Arten nicht konstante Anzahl von Zipfelchen ausstrahlen, die, vom Ventraltentakel meist ein wenig weiter abgesetzt, untereinander aber gleichweit entfernt erscheinen und nach der Dorsalseite der Mundöffnung an Größe zunehmen. Ich zählte bei *P. giganteum* 6—9, bei *P. aherniosum* meist 9, bei *P. verticillatum* 10—12 solcher Zipfelchen.

Was hier gewissermaßen im Entstehen begriffen ist, das besitzen *P. spinosum* und *P. Agassizi*, zwei unter sich nahe verwandte und von den übrigen Arten in vielen Punkten abweichende Formen, völlig ausgebildet. Beide Species weisen außer dem unpaaren längeren Ventraltentakel eine Anzahl etwas kürzerer „Mundtentakeln" auf. Ihre Zahl ist nicht konstant. Ich zählte bei *P. Agassizi* 16—19, bei *P. spinosum* in den meisten Fällen 15. Sie sind ebenfalls hohl, aber etwas kürzer und dünner als der Ventraltentakel, und ferner fehlt ihnen auch die basale bläschenförmige Erweiterung. In alle Mundtentakeln von *P. Agassizi* strahlt ein Bündel Muskelfäden ein, die sich fast bis zur Spitze fortsetzen und an der Basis mit aufgefaserter Wurzel an den Sphincter der Mundöffnung und an die zunächst gelegenen Ringmuskelzüge ansetzen oder auch frei im Entoderm des Schlundes endigen. Ob dasselbe auch für *P. spinosum* gilt, kann ich wegen des mangelhaften Erhaltungszustandes meines Materials nicht sagen, glaube es aber bestimmt. Die früheren Autoren, welche diese Form beschrieben haben (Perrier 1886, Herdman 1888), haben die Tentakeln offenbar übersehen, erwähnen sie wenigstens nicht.

3. Die Mantelgefäße.

Bei allen uns bekannten Pyrosomenarten wird der koloniale Mantel ganz oder teilweise von dünnen Gefäßen durchzogen, die Seeliger (1895) zuerst in Übereinstimmung mit den gleichen Bildungen anderer Tunicaten als Mantelgefäße bezeichnete. Auch Salensky (1892) hat sie beim Studium der Embryonalentwicklung in den vier Primärascidiozooiden sich bilden sehen, deutet diese „Tentakeln" aber, da er sie mit einem starken Nerv versorgt fand, als Sinnesorgane (siehe unten, S. 51), während sie Huxley (1860) als Stolonen bezeichnet hatte.

Was Ursprung, Zahl und Verlauf der Mantelgefäße anlangt, so sehen wir sie als röhrenförmige Ausstülpungen des ectodermalen Hautepithels bei der großen Mehrzahl der Arten an der Dorsalseite der Ascidiozooide zwischen dem Darmtractus und den Cloakenmuskeln auf frühen Stadien entstehen, meist schon, wenn die Knospe noch mit dem Muttertier in Verbindung steht (Textfig. 1, S. 2, *mg*). Sie stellen somit Aussackungen der primären Leibeshöhle, Blutbahnen dar. Die vier Primärascidiozooide bilden nun stets zwei (vgl. Taf. II, Fig. 3), alle andern Einzeltiere nur ein Mantelgefäß aus. Nur *P. Agassizi* und, wie ich glaube, auch *P. spinosum* — mir stand kein entsprechendes Material zur Verfügung — machen wieder eine bemerkenswerte Ausnahme. Bei der ersteren Art

entspringt je ein Mantelgefäß am dorsalen Ende jedes Cloacalmuskels, also dort, wo dieselben das ectodermale Hautepithel durchsetzen, um im Mantel durch die Faserstränge ihre Fortsetzung zu finden. Da aber die Cloacalmuskeln der genannten beiden Arten mitten auf den Seiten des Körpers liegen, erscheinen auch die Ursprungsstellen der beiden Mantelgefäße von der Dorsalseite nach den Flanken des Körpers gerückt.

Die Mantelgefäße der vier ersten und der folgenden Ascidiozooide wachsen nun alsbald in das sich bildende Diaphragma hinein, wo sie alle, meist ampullenförmig erweitert, blind endigen, während ihre Ursprungsstellen am Pyrosomenkörper trichterförmig erweitert erscheinen. (Vgl. Taf. II, Fig. 3 u. Textfig. 1,S. 2, *mg*).

Bei jungen, 1—$1^1/_2$ cm langen Kolonien, die etwa aus 4—6 regelmäßig übereinanderliegenden Etagen bestehen, sieht man demgemäß von jedem der vier Primärascidiozooide je zwei, von allen folgenden ein Mantelgefäß durch die ganze Länge des Mantels sich hindurchziehen und in das Diaphragma hinein erstrecken. Dabei tritt weder eine Verzweigung des einzelnen Gefäßes noch eine Verschmelzung mehrerer ein. Je länger sie sind, um so dünner sind ihre Wandungen und um so enger ihr Lumen.

Bei weiterem Wachstum der Kolonie werden nun die ältesten und längsten Gefäße, also diejenigen, welche den vier Primärascidiozooiden und den Einzeltieren der darauffolgenden Etagen zukommen, rückgebildet, und zwar eben in dem Maße, wie am basalen Ende neue Etagen sich bilden oder Ascidiozooide unregelmäßig sich fixieren. Es lassen sich also die Gefäße der ältesten, an der geschlossenen Spitze gelegenen Ascidiozooide nicht mehr in den Mantel hinein verfolgen, sondern nur ein oder (bei den vier Primärascidiozooiden) zwei kurze, stummelförmige Reste ragen noch lange aus dem Körperectoderm des Ascidiozooids hervor.

Diejenigen erst später von den vier Primärascidiozooiden geknospten Einzeltiere, welche an der Stockspitze ventral vor jenen liegen blieben, bilden, wie Seeliger (1895) bereits betont, überhaupt keine funktionsfähigen Mantelgefäße aus; dasselbe gilt auch, wie ich hinzufügen möchte, von allen später geknospten Einzeltieren, welche sich regellos zwischen den vorhandenen Etagen oder Einzeltieren fixieren. Bei ihnen allen entsteht zwar an der bezeichneten Stelle auf frühen Stadien eine kurze, stummelförmige Ectodermauftreibung, die zuweilen auch einige Millimeter in den Mantel hineinwächst, aber bald wieder rückgebildet wird. Jedenfalls erreichen diese Bildungen nie das Diaphragma. So sehen wir denn tatsächlich auch bei allen mittelgroßen und alten Stöcken, daß nur die Ascidiozooide der 1.—5. basalen Reihe Mantelgefäße in das Diaphragma entsenden, alle andern, dahinter, nach der Spitze zu gelegenen Einzeltiere sind dagegen gefäßlos.

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß bei den einzelnen Arten hinsichtlich des bezeichneten Verhaltens Verschiedenheiten bestehen. So fand ich beispielsweise bei *P. operculatum* die Mantelgefäße

geschlängelt bis über die Mitte des $5^1/_2$ cm langen Stockes sich hindurchziehen. Bei *P. Agassizi* weisen dagegen nur die Ascidiozooide der 1. und 2. basalen Reihe je 2 Mantelgefäße auf. Ob bei dieser Form die rückwärts liegenden jemals Gefäße besaßen, vermag ich nicht bestimmt anzugeben, vermute es aber, da einzelne Ascidiozooide der 3. basalen Reihe geschlängelte, im Mantel blind endigende Gefäße besitzen, die im Zerfallen sind. Auch hinsichtlich der Weite des Lumens herrschen beträchtliche Verschiedenheiten. Wahre Riesen sind die Mantelgefäße von *P. operculatum*. Allgemein erscheint bei den alten, sehr in die Länge gestreckten Gefäßen das Lumen bis auf einen winzigen Hohlraum reduziert. Dasselbe kann eine besonders mächtige Entwickelung der Muskulatur zur Folge haben. Wie Seeliger (1895) hervorhebt, hängt die Weite des Lumens offenbar auch von bestimmten Contractionszuständen der Muskulatur ab.

Die Rückbildung der Mantelgefäße erfolgt meist so, daß das Gefäß entweder seiner ganzen Länge nach, oder, in einzelne Teilstücke zerfallen der Auflösung entgegengeht. Im ersteren Falle ist die ectodermale Wandung stark gefaltet; das ganze Gefäß erscheint infolgedessen geschlängelt, zuweilen sogar geknäuelt, die Ectodermzellen aufgequollen, glasig, mit Vacuolen erfüllt. Ein Kern ist meist nicht mehr nachweisbar, ebensowenig konnte ich noch Muskelfasern im Innern erkennen. Schließlich durchschnürt sich das so degenerierte Gefäß in ein oder auch mehrere Teile, welche von den freien Enden aus sukzessive in einzelne rundliche Klumpen zerfallen, die allmählich resorbiert werden. Setzt die Rückbildung dagegen damit ein, daß das Gefäß in einzelne Stücke zerfällt, dann faltet sich weder die Wandung, noch fällt sie zusammen; auch die Muskulatur ist noch nachweisbar. Die Teilstücke schrumpfen vielmehr von den freien Enden aus unter Zerfall des Materials ein, wobei das letztere oft das Gefäßlumen als körnelige Masse dicht erfüllt. Das dem Tier zunächst gelegene Stück dürfte auf diese Weise in den Körper einbezogen werden. Nicht beobachtet habe ich, daß, wie Seeliger (1895) vermutet, im unteren Teile und im Diaphragma die Mantelgefäße längere Zeit erhalten bleiben, auch wenn der obere Teil bereits geschwunden ist; ebensowenig konnte ich feststellen, daß sich auswachsende Gefäße jüngerer Tiere mit den Resten älterer verbinden.

Im Bau der Mantelgefäße herrscht bei allen Arten große Übereinstimmung. Die äußeren Wandungen bestehen durchweg aus einem einschichtigen Ectodermepithel. In kurzen, jüngeren Gefäßen besteht dasselbe aus kleinen kubischen Zellen. Stark abgeflacht erscheinen dagegen die Zellen in den lang ausgezogenen älteren. Im Diaphragma und besonders wieder in den ampullenförmigen Erweiterungen trifft man endlich große und hohe plasmaarme Zellen mit großen, bläschenförmigen Kernen an (Taf. IV, Fig. 9 u. 10).

Die innere Wand der Gefäße ist stets mit einer wohlentwickelten Längsmuskulatur versehen, die dem Ectoderm dicht anliegt (Taf. IV, Fig. 11).

Es wird weiter unten Gelegenheit sein, genauer auf diese einzugehen. Nur so viel sei zusammenfassend gesagt, daß die Mantelgefäße somit echte Hohlmuskeln darstellen, deren Lumina Abschnitte der primären Leibeshöhle darstellen. Demgemäß lassen sich auch Blutzellen in ihnen vereinzelt nachweisen.

Die Bedeutung der Mantelgefäße liegt einmal darin, daß sie als blutführende, den Mantel durchziehende Ausstülpungen der primären Leibeshöhle zur Ernährung des Mantelgewebes beitragen. Das dürfte in besonderem Maße für die Region des Diaphragmas zutreffen; denn hier ist das Lumen meist stark erweitert und erscheint reich mit Blutzellen erfüllt. Ferner fehlen dem Diaphragma, wie ausgeführt, in keinem Alter der Kolonie eine gewisse Anzahl hauptsächlich junger, kurzer und darum weiter Gefäße, dagegen entbehrt dasselbe der Ascidiozooide (vgl. Textfig. 3, S. 9), aus deren Leibeshöhlen Blutzellen, wie es an anderen Stellen der Kolonie geschieht, in den Mantel übertreten könnten. Da im Diaphragma der letztere sich erheblich abflacht, also die stark blutführenden basalen Gefäßteile oberflächlich zu liegen kommen, könnten sie wohl auch für die Respiration in Frage kommen. Weiter nach der Spitze der älteren Kolonie zu erscheint jedoch das Lumen der lang ausgezogenen Mantelgefäße so stark verengt, daß Blutzellen kaum noch dasselbe passieren können, und die Ascidiozooide von der 4.—7. basalen Reihe an entbehren überhaupt völlig der Gefäße. In diesen Teilen der Kolonie wird also die Ernährung des Mantels vermittels der Ascidiozooide selbst erfolgen.

Auf die Bedeutung der Mantelgefäße für die Bewegung des Stockes wurde oben, S. 36, schon hingedeutet. Die Ausstattung der Wandungen mit einer kräftigen Längsmuskulatur kommt einer Vermehrung des kolonialen Muskelsystems gleich. Wenn wir nun in jungen, bis $1^1/_2$ cm langen Stöcken von jedem der 4 Primärascidiozooide zwei, von allen folgenden Einzeltieren je ein Mantelgefäß bis in das Diaphragma hinein sich erstrecken sehen, in den älteren, größeren Kolonien jedoch nur noch etwa 4—5 am Diaphragma gelegene Reihen mit denselben ausgestattet finden, so liegt dieses Verhalten vielleicht in folgendem begründet. Die junge Kolonie ist kleiner und darum weniger schwebfähig; sie bedarf darum kräftigerer Eigenbewegung. Die Anzahl der bewegenden Einzeltiere aber ist gering. Es wird somit die Muskulatur der Mantelgefäße, von denen, wie gesagt jedes noch eins, die 4 Primärascidiozooide zwei besitzen, eine notwendige Ergänzung der contractilen Elemente bilden. Die ältere, voluminösere Kolonie, mit größerer Schwebfähigkeit ausgestattet, besitzt eine stattliche Anzahl bewegender Einzeltiere. Wir sehen daher, daß nur die Ascidiozooide am Diaphragma mit radiär wirkenden muskulösen Mantelgefäßen ausgestattet sind. Überhaupt dürfte, wie weiter unten noch genauer erörtert werden soll, der Muskulatur der Mantelgefäße wesentlich die Bewegung des Diaphragmas obliegen. Vergleicht man den Verlauf der Mantelgefäße bei Pyrosomen und Ascidien, so zeigt sich, daß

bei ersteren die Verhältnisse wesentlich einfacher liegen. Es fehlt hier jegliche Verzweigung, wir kennen auch keine Doppelgefäße. Im Bau herrscht bei den Pyrosomen gleichfalls viel größere Einheitlichkeit, und doch wird zugegeben werden müssen, daß von den Ascidien zu den Pyrosomen eine Weiterentwicklung und Komplizierung im Bau stattgefunden hat, insofern als hier stets die Mantelgefäße mit einer wohlentwickelten Längsmuskulatur ausgestattet erscheinen. Es ist bemerkenswert, daß unter den Ascidien nur einige Synascidien — die den Pyrosomen am nächsten stehenden Ascidien — muskulöse Mantelgefäße besitzen (vgl. darüber Bronn, Suppl. III, S. 243). Wir werden diese Tatsache mit der pelagischen Lebensweise der „Nectascidier“ in Verbindung zu bringen haben.

V. Das Nervensystem.

Das Nervensystem wurde bereits von Lesueur (1815) und Savigny (1816) richtig erkannt. Beide Forscher wiesen das Ganglion und einige von ihm ausstrahlende Nerven nach. Verborgen geblieben sind ihnen dagegen anscheinend die mit dem Centralnervensystem stets verbundenen drei Organe, Flimmergrube, Subneuraldrüse und Auge. Diese wurden zuerst durch die Untersuchungen von Huxley (1860) und Keferstein und Ehlers (1861) festgestellt. Das „Auge“ deutete Huxley aber fälschlicherweise als Otolithenblase. Die beiden letzteren Autoren sahen ebenfalls bereits „einen verschieden gestalteten, karminroten Pigmentfleck“ von Hufeisenform im Ganglion. Durch die späteren Arbeiten von Ussow (1876), Joliet (1888), Lahille (1890) und Seeliger (1895) sind weitere Einzelheiten über den Bau des Ganglions, über Zahl, Ursprung und Verlauf der peripheren Nerven, über Sinnesorgane hinzugetreten. So hat namentlich Ussow in seiner leider russisch geschriebenen Abhandlung einen recht komplizierten Bau des Auges angegeben, die Subneuraldrüse und ebenso die basale bläschenförmige Erweiterung des Ventraltentakels als Gehörblase bezeichnet. Joliet sah einen hinteren, unpaaren Strang aus dem Ganglion austreten, dessen Natur er nicht sicher bestimmen konnte. Es wird sich bei der Nachprüfung dieser mannigfachen Befunde in den folgenden Abschnitten zeigen, daß sie sich nicht alle bestätigen lassen.

Trotz der wiederholten gründlichen Untersuchungen zahlreicher ausgezeichneter Forscher ist unsere Kenntnis über das Nervensystem der Pyrosomen noch sehr gering. Zudem sind die wenigen Angaben oft recht widersprechend, insbesondere was Zahl, Ursprung und Verlauf der peripheren Nerven anlangt. Über Nervenendigungen ist überhaupt so gut wie nichts bekannt. Die Gründe liegen auf der Hand. Die Untersuchung des Nervensystems verlangt eine ganz besonders sorgfältige und zwar spezifische Konservierung, und sodann gehören derlei Arbeiten sicher zu den diffizilsten, anstrengendsten und zeitraubendsten. Die Nervenästchen werden bald so fein, daß sie mit schwächeren Vergrößerungen am Toto-Objekt

nicht mehr zu verfolgen sind. Bei der Präparation der in den dicken Cellulosemantel eingehüllten Ascidiozooide ist aber ein Zerreißen oder mindestens Verletzen der feinen Ästchen fast unausbleiblich. An ein Verfolgen derselben auf Schnittserien ist, falls nicht besonders konserviert wurde, nicht zu denken. Mir stand kein derart fixiertes Material zur Verfügung. Ich verwendete hauptsächlich in Flemmingscher Flüssigkeit konservierte Stöcke und erzielte die relativ günstigsten Resultate, wenn ich mit Hämatoxylin nach Heidenhain ganze Tiere oder Teile solcher färbte. Dabei schwärzt sich zwar auch der Mantel sehr stark, aber beim Liegen in Zedernöl wird derselbe allmählich bis zur gewünschten Durchsichtigkeit wieder entfärbt. Die in den folgenden Abschnitten mitgeteilten Beobachtungen wollen und können keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben. Ich glaube jedoch, eine ganze Reihe neuer Einzelheiten hinzufügen zu können.

Der gesamte Nervenapparat der Pyrosomen erscheint relativ einfach. Er setzt sich aus dem Ganglion und den von ihm ausstrahlenden Nerven zusammen. Die mit dem Ganglion stets verbundene Flimmergrube und Neuraldrüse sind ihm nicht zuzurechnen, obschon, wie übereinstimmend Salensky (1892), Joliet (1888) und Seeliger (1895) nachwiesen, alle drei Bildungen aus einer gemeinsamen Anlage sowohl in Embryonen als auch in Knospen hervorgehen.

1. Das Ganglion.

Das Ganglion liegt in der Medianebene des Tieres an der Dorsalseite des Vorderkörpers, etwa auf der Höhe der ersten Kiemenspalten (vgl. Textfig. 1, S. 2, u. Taf. II, Fig. 1). Es ist ein länglichrunder, nach hinten etwas zugespitzter Körper, an dem zuweilen „eine sehr seichte, ringförmige Furche“ einen vorderen und hinteren Abschnitt unterscheiden läßt (Seeliger) (Taf. IV, Fig. 8). Sein charakteristisches, bei den einzelnen Arten wechselndes Aussehen erhält es durch die Flimmergrube und Neuraldrüse.

Die Größe des Ganglions ist bei den einzelnen Arten wenig verschieden; es mißt in der längsten, in die Mediane fallenden Achse etwa 0,2—0,3 mm.

Der histologische Bau ist zuerst von Ussow (1876) dargetan worden und bietet, wenn man von dem „Auge“ absieht, keine Besonderheiten. Wir erkennen die charakteristische Anordnung der nervösen Elemente: eine periphere Ganglionzellschicht und eine centrale Nervenfasermasse, die „Punktsubstanz“. Umhüllt wird das ganze Organ von einer feinen strukturlosen Membran, die schon Huxley (1860) beobachtete.

Die Ganglienzellen liegen in zwei, drei oder mehreren Lagen übereinander; die Dicke der Schicht ist nie an allen Stellen gleich, sondern sogar recht wechselnd. Meist erweist sie sich im vorderen Abschnitt bedeutend stärker als seitlich oder dorsal und hinten. Ich konnte, wie es

scheint, eine ganz charakteristische, dichte Anhäufung von Ganglienzellen an der vorderen Ventralseite, zuweilen mit scharfer Grenze von den benachbarten Zellen abgesetzt, beobachten, welche mit dem Auge in Verbindung zu stehen scheint und deshalb weiter unten noch einmal Erwähnung finden wird. Die periphere Ganglienzellschicht erscheint an allen den Stellen durchbrochen, wo stärkere Nervenäste aus dem Ganglion heraustreten, z. B. stets vorn und hinten. Auch in der Punktsubstanz liegen Ganglienzellen verstreut eingebettet. Mittlere sagittale (Median)-Schnitte (Taf. IV, Fig. 8) zeigen ferner, daß sich Ganglienzellen in lockerer Aufeinanderfolge schräg von hinten-oben nach unten-vorn durch die Punktsubstanz ziehen und eine unvollkommene Scheidung derselben in eine vordere und hintere Partie bewirken. Ihr Verlauf entspricht also ungefähr der äußeren Furche.

Die Ganglienzellen erweisen sich als uni-, bi- und multipolar. Auf dünnen Schnitten erscheinen natürlich die meisten derselben allseitig abgerundet und birnförmig, wobei der „Stiel" nach innen zu, in die Punktsubstanz hinein, gerichtet ist. Hinsichtlich der Größe der Ganglienzellen herrscht sowohl bei ein und demselben Tiere als auch bei den verschiedenen Arten erhebliche Gleichförmigkeit. Nur an der vorderen Ventralseite habe ich einigemal bei *P. giganteum* unmittelbar unter der strukturlosen Membran recht ansehnliche Ganglienzellen beobachtet.

Auch die histologischen Verhältnisse bieten keine Besonderheiten. Das Zellplasma erscheint bei Färbung mit Hämatoxylin nach Heidenhain als feingranulierte, dichte Masse. Der helle, große Kern führt einen intensiv färbbaren Nucleolus und zahlreiche Chromatinkörnchen.

Die centrale Nervenfasermasse, ein dichtes, verfilztes Netzwerk der feinsten, kreuz und quer ziehenden Nervenfasern, zeigt das bekannte charakteristische Aussehen der „Punktsubstanz". Unterbrochen erscheint das wirre Flechtwerk auf Schnitten eigentlich nur, wenn Wurzeln starker Nervenstämme getroffen sind. Dann sieht man zahlreiche, parallel nebeneinander liegende Fasern die Punktsubstanz und die periphere Ganglienzellschicht in der Richtung der längsten Achse durchziehen; und zwar dürfte aus den Bildern mit Sicherheit der Schluß zu ziehen sein, daß die Fasern, mindestens der stärkeren Nervenstämme, z. B. der hinteren und vorderen, untereinander in Verbindung stehen.

2. Die peripheren Nervenstränge.

Wenn wir von den beiden ältesten Autoren, welche bereits einige Nervenstämme beobachteten, von Lesueur und Savigny, absehen, so sind es neben Huxley, Keferstein und Ehlers namentlich Ussow, Joliet, Lahille und Seeliger, denen wir einige Angaben über das periphere Nervensystem verdanken. Allein die Mitteilungen sind spärlich und unvollständig — nur Joliet gibt als einziger den Verlauf und die

Innervierung eines Nerven genauer an — und zudem recht widersprechend, insbesondere was Zahl und Ursprung derselben anlangt.

Es erklärt sich diese Tatsache, wie schon Joliet (1888) und Seeliger (1895) hervorheben, daraus, daß bei den einzelnen Individuen derselben Art hinsichtlich Zahl und Ursprung beträchtliche Verschiedenheiten herrschen, so daß es (Joliet) schwierig ist, zwei Individuen zu finden, bei denen Zahl, Ursprung und Verlauf der Nerven ganz gleich sind. Beide Forscher betonen auch bereits, daß bei ein und demselben Tiere die Bilateralität der Nervenstämme rechts und links sehr häufig erheblich gestört erscheint.

Was zunächst die Zahl der peripheren Nervenstränge anlangt, so beträgt sie normalerweise zweifellos 8. Wir finden aber, wenigstens einseitig, öfter auch nur 5—7. Fünf stärkere Paare fehlen nie; sie treten auch am meisten hervor. Daher wurden sie bereits von Huxley (1860; Taf. XXX, Fig. 12) und ebenso von Keferstein und Ehlers (1867; Taf. XII, Fig. 4 und 5) am Ganglion richtig eingezeichnet. Auch Lahille (1890) beobachtete nur diese 5 Paare, während Ussow (1876) 7, Joliet (1888) 8 und Seeliger (1895) 5—8 zählten. Joliet sah außerdem noch einen unpaaren, median verlaufenden Strang, über dessen Natur er nicht ins reine kommen konnte. Es wird sich zeigen, daß wir es nicht mit einem Nerven zu tun haben.

Ursprung und Verlauf. Man kann mit Joliet die 8 Nervenpaare in 4 vordere, 2 seitliche und 2 hintere einteilen.

Die beiden vorderen Paare, von denen das zweite stets das stärkere und verzweigtere ist, entspringen meist auch mit zwei getrennten Wurzeln an der Stirnfläche des Ganglions. Oft aber besitzen beide zusammen auch nur eine oder aber drei getrennte Wurzeln, wobei nicht immer mit Sicherheit festzustellen ist, ob der erste oder zweite Nerv mit doppelter Wurzel aus dem Ganglion tritt. Das erste Nervenpaar zieht nun in einem mäßig nach außen gekrümmten Bogen nahe der Mittellinie des Körpers zur Mundöffnung, nachdem es sich in geringer Entfernung vom Ganglion meist in zwei Hauptäste geteilt hat. Es innerviert die feinen, keiner Art fehlenden Ringmuskelzüge und besonders den dorsalen Teil des Mundsphincters.

Wenn die beiden Nerven des zweiten Paares normalerweise mit je einer Wurzel entspringen, teilen sie sich in unmittelbarer Nähe des Ganglions in 2 Hauptäste, die sich weiterhin meist noch mehrfach dichotom verzweigen. Besonders reich ist die Verästelung bei *P. Agassizi*, und zwar wohl wegen der zahlreichen Ringmuskelzüge und muskulösen Mundtentakeln. Der äußere, stärkere Ast des zweiten Paares umgreift in weitem Bogen das circumorale Feld und gibt währenddessen an die seitlichen Partien des Sphincters und der Ringmuskelfasern feine Zweige ab. Der äußerste und stärkste Zweig dieses Außenastes aber dringt bis auf die Ventralseite der Mundöffnung vor und endet konstant in unmittel-

Tafelerklärung.

Für alle Abbildungen, die sich auf Pyrosomen beziehen, gelten folgende Buchstabenbezeichnungen:

A. Vorn.	*H.* Hinten.	*R.* Rechts.
D. Dorsal.	*L.* Links.	*V.* Ventral.

a Äußere Wand der Peribranchialräume und der Cloake.
af After.
b Innere Wand der Peribranchialräume.
bb Blutbahnen, Lückenräume der primären Leibeshöhle.
bz Blutzellen.
c Äußerer Cellulosemantel.
di Darmumspinnende Drüse.
dm Dorsale Mesenchymzellengruppe, blutbildendes Organ (Ehlers' länglicher Körnerhaufen).
e Egestionsöffnung.
eb Eläoblast.
ec Ectodermales Hautepithel.
ed Enddarm.
ef Endostylfortsatz, der in das Entodermrohr des Stolo prolifer übergeht.
el Eileiter.
en Entodermepithel.
es Endostyl.
esd Dorsalstreifen des Endostyls.
esm Mittelstreifen des Endostyls.
esmd Medianstreifen des Endostyls.
esv Ventralstreifen des Endostyls.
esz Dorsale Zwischenstreifen des Endostyls.
esz_1 Ventrale Zwischenstreifen des Endostyls.
f Follikel des Eies und Embryos.
fb Flimmerbogen.
fg Flimmergrube, sog. Hypophysis.
fk Medianer Flimmerstreifen oder Flimmerkamm auf der hinteren Kiemendarmwand.
fl Längsflimmerbänder an den Seiten des Endostyls.
g Ganglion
h Hoden.
hf Folliculäre Wand der Hodenlappen.
hz Herz.
i Ingestionsöffnung.
it Intestinum.

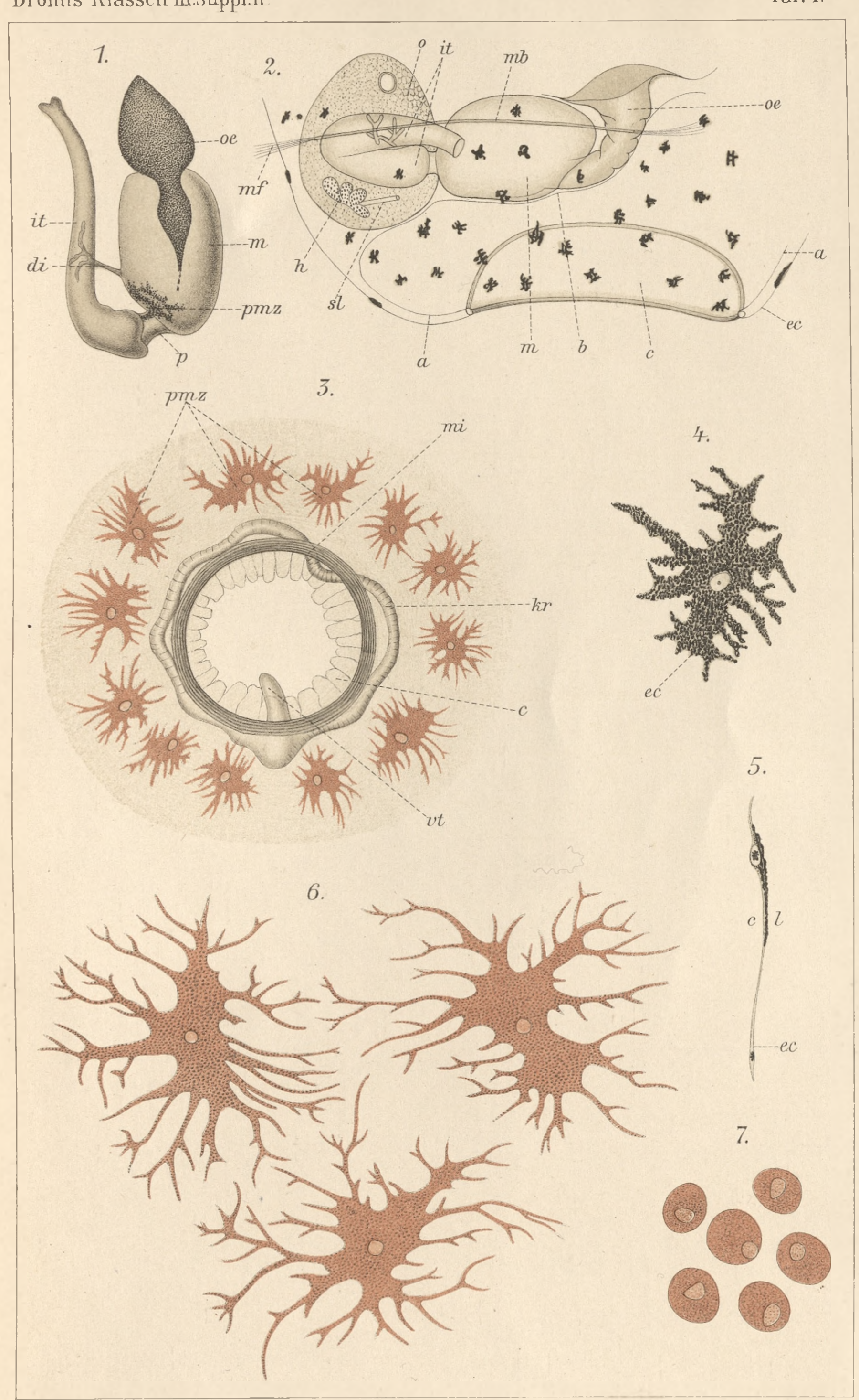
kd Kiemendarm.
kl Cloake des Einzeltiers.
kl_1 Gemeinsamer Cloakenraum, Stockhöhle.
kr Mundkrause, halskrausenförmige Verdickung des Schlundepithels am Mundeingang.
ks Kiemenspalten.
l Primäre Leibeshöhle.
lb Blutbahnen in den Längsfalten des Kiemendarmes.
lf Längsfalten des Kiemendarmes.
lm Leuchtorgan, laterale Mesenchymzellengruppe (Ehlers' linsenförmiger Körnerhaufen).
m Magen.
mb Cloakenmuskeln.
me Muskel (Sphincter) der Egestionsöffnung.
mf Mantelfaserzüge zwischen den Enden der Cloakenmuskeln.
mg Mantelgefäße.
mi Muskel (Sphincter) der Ingestionsöffnung.
mm Mantelzellen.
ms Mantelfortsatz.
mz Mesenchymzellen, Blut- und Bindegewebszellen; Muskelzellen.
n_1–n_8 Die 8 dem Ganglion entspringenden Nervenpaare.
o Ei.
oc Auge.
oe Ösophagus.
p Pylorus.
pb Peribranchialräume.
pk Pericardium.
pmz Pigmentzellen.
qb Quer zwischen den Kiemenspalten verlaufende Blutbahnen.
rm Ringmuskelzüge um den Schlund.
rz Rückenzapfen.
r_1m Radiärmuskelfasern am circumoralen Schlundepithel.
sd Subneuraldrüse, sog. Hypophysisdrüse.
sl Samenleiter.
st Stolo resp. Knospen.
t Tentakeln an der Mundöffnung.
tr Trabekel im Peribranchialraum.
vt Ventraltentakel der Mundöffnung.
z Anlage des Zwitterapparates vor der Teilung in Hoden und Ovarium.

Erklärung von Tafel I.

Pyrosomen.

Fig.

1. Darmtractus von *Pyrosoma Agassizi* mit pigmentiertem Ösophagus und Magengrund. Die Pigmente an der proximalen Seite des Pylorus sind nicht zu sehen. 1 : 30.
2. Pigmentiertes hinteres Körperende eines jungen Ascidiozooids von *P. aherniosum.* (Nach Seeliger.) 1 : 52.
3. Pigmentierte Ingestionsöffnung eines jungen Ascidiozooids von *P. atlanticum.* 1 : 45.
4. Ectodermale Pigmentzelle eines erwachsenen Ascidiozooids von *P. aherniosum.* (Nach Seeliger.) 1 : 540.
5. Schnitt durch ein Stück der pigmentierten Ectodermwand desselben Tiers. (Nach Seeliger.) 1 : 540.
6. Drei Pigmentzellen aus dem inneren Schlundepithel eines alten Ascidiozooids von *P. ovatum.* 1 : 200.
7. Pigmentzellen aus der Umgebung des Hodens eines alten Ascidiozooids von *P. ovatum.* 1 : 300.



C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

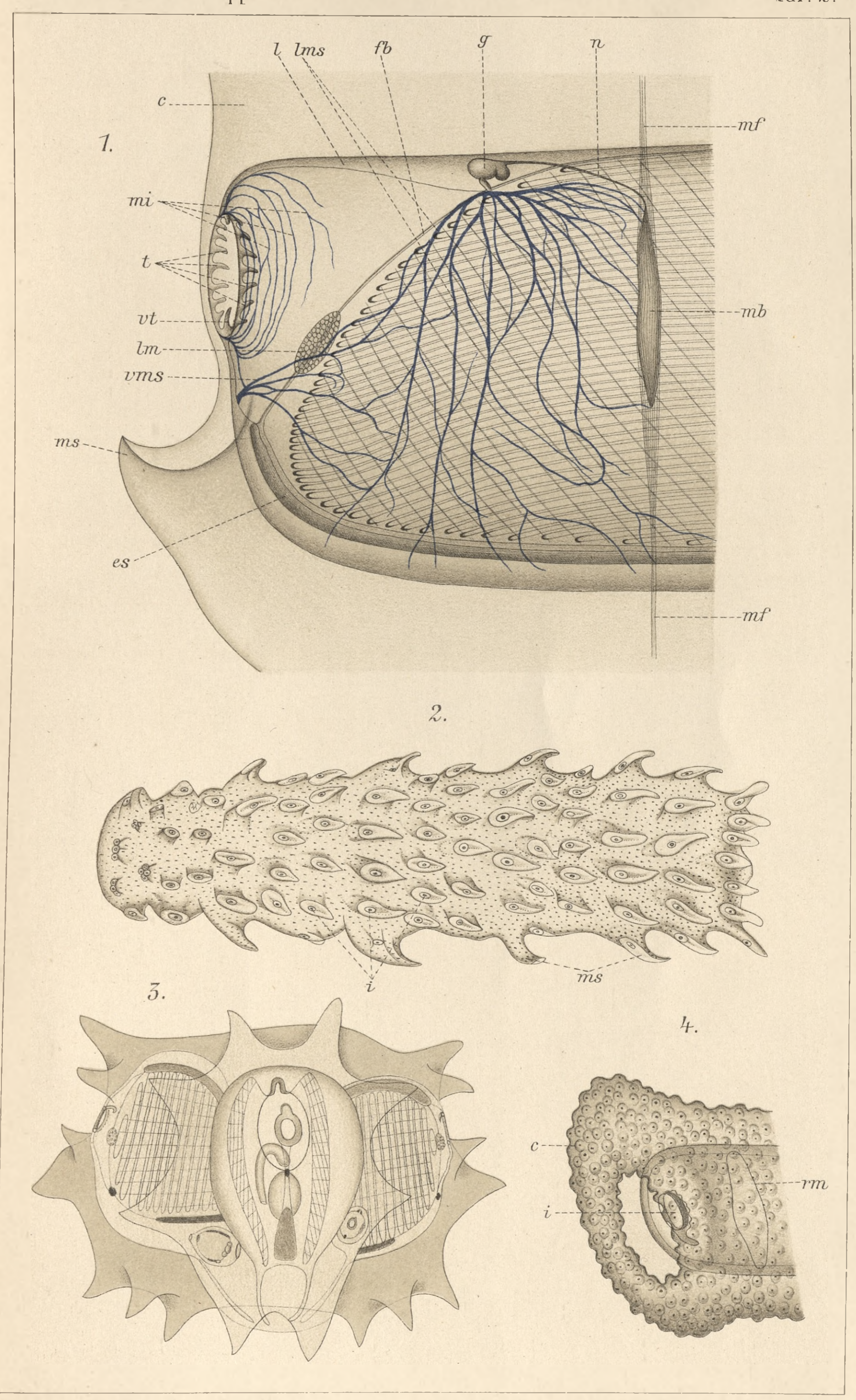
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Erklärung von Tafel II.

Pyrosomen.

Fig.

1. Vorderkörper eines alten Ascidiozooids von *P. spinosum*. Die Muskelfäden sind blau eingezeichnet. *vms* = Ventrales, *lms* = laterales Muskelsystem. 1 : 16.
2. 4,5 cm lange, jüngere Kolonie von *P. giganteum*. (Nach Ritter.) 1 : 2.
3. Junge Viererkolonie von *P. aherniosum* (?) in seitlicher Ansicht. (Nach Seeliger.) 1 : 19.
4. Ingestionsöffnung mit Mantelfortsatz eines alten Ascidiozooids von *P. ovatum* in seitlicher Ansicht. 1 : 15.



C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Erklärung von Tafel III.

Pyrosomen.

Fig.

1. Schnitt durch die Mitte der halbgeschlossenen Ingestionsöffnung eines Ascidiozooids von *P. giganteum.* 1 : 145.
2. Schnitt durch die Egestionsöffnung eines Ascidiozooids von *P. giganteum.* 1 : 95.
3. Oberflächlich liegende Mantelzellen aus einem alten Ascidiozooid von *P. atlanticum.* 1 : 195.
4. Stück einer Kolonie von *P. atlanticum*, von innen gesehen, um die Verbindungsweise der Einzeltiere durch die Mantelfaserstränge zu zeigen. 1 : 8.
5. Querschnitt durch den Cellulosemantel eines Cyathozooids von *P. giganteum.*
6. Zellen aus dem Cellulosemantel von *P. aherniosum.* 1 : 540.
7. Ventrales Ende des linken Cloakenmuskels mit den ansetzenden Fasersträngen eines alten Ascidiozooids von *P. atlanticum.* 1 : 145.

Fig. 5 nach Salensky, alle anderen nach Seeliger.

C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

In der **C. F. Winter**'schen Verlagshandlung in Leipzig ist erschienen·

Dr. H. G. Bronn's
Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs.

In kompleten Bänden resp. Abteilungen:

Erster Band. **Protozoa.** Von Dr. **O. Bütschli,** Professor in Heidelberg. Kplt. in 3 Abtlgn. Abltg. I. 30 Mk. — Abtlg. II. 25 Mk. — Abtlg. III. 45 Mk.

Zweiter Band. I. Abteilung. **Porifera.** Von Dr. **G. C. J. Vosmaer.** Mit 34 Tafeln (darunter 5 Doppeltaf.) und 53 Holzschn. Preis 25 Mk.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Von Dr. **H. Ludwig,** Professor in Bonn. Erstes Buch. **Die Seewalzen.** Mit 17 lithographierten Tafeln, sowie 25 Figuren und 12 Karten im Text. Preis 25 Mk.

Dritter Band. **Mollusca** (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth,** Prof. in Leipzig. Erste Abteilung. **Amphineura** u. **Scaphopoda.** Preis 32 Mk. 50 Pf.

Vierter Band. **Würmer** (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.**
Abteilung I. a. Trematodes. Preis 47 Mk.
Abteilung I. b. Cestodes. Preis 50 Mk.

Fünfter Band. **Gliederfüssler** (Arthropoda). Erste Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Mit 50 lithogr. Taf. Preis 43 Mk. 50 Pf.

Sechster Band. II. Abteilung. **Wirbeltiere.** Amphibien. Von Dr. **C. K.** [...]-mann, Prof. in Leiden. Mit 53 lithogr. Tafeln (darunter 6 Doppeltaf.[...] und 13 Holzschn. Preis 36 Mk.

Sechster Band. III. Abteilung. **Reptilien.** Von Dr. **C. K. Hoffmann,** Prof. in Leiden. Kplt. in 3 Unter-Abtlgn. I. 28 Mk. — II. 40 Mk. — III. 42 Mk.

Sechster Band. IV. Abteilung. **Vögel:** Aves. Von Dr. **Han**[...] **Gadow** in Cambridge. I. Anatomischer Teil. Mit 59 lithographierten Tafeln [...] mehreren Holzschnitten. Preis 63 Mk. II. Systematischer Teil. Preis 1[...]

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. [...] Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Band I. 1. Hälfte. Preis 45 M[...] Preis 48 Mk.

Ferner in Lieferungen à 1 Mk. 50 Pf.:

Zweiter Band. II. Abteilung. **Coelenterata** (Hohltiere). Von [...] **Carl Chun** und Prof. Dr. **L. Will.** Lfg. 1—21.
Anthozoa. Von Dr. **O. Carlgren** in Stockholm. Lfg. 1—6.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Beg[...] Dr. **H. Ludwig,** Prof. in Bonn. Fortgesetzt von Dr. **O. Hamann,** Prof. i[...] Zweites Buch. **Die Seesterne.** Drittes Buch. **Die Schlangen**[...] Viertes Buch. **Die Seeigel.** Lfg. 17—77.

Dritter Band. **Mollusca** (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth,** Prof. in Leipz[...] Zweite Abteilung. Lfg. 22—104.

Dritter Band. Supplement. I. Tunicata (Manteltiere). Von Prof. Dr. **Osw. Seeliger.** Fortgesetzt von Dr. **R. Hartmeyer** in Berlin. Lfg. 1—83.

Dritter Band. Supplement. II. Tunicata. Fortgesetzt von Dr. **G. Neumann** in Dresden-Plauen. Lfg. 1—3.

Vierter Band. **Würmer** (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** **Turbellaria.** Bearbeitet von Prof. Dr. **L. v. Graff.** Lfg. 63—117.

Vierter Band. Supplement. **Nemertini** (Schnurwürmer). Von Dr. **O. Bürger,** Professor in Santiago. Lfg. 1—29.

Fünfter Band. **Gliederfüssler** (Arthropoda). Zweite Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Fortges. von Prof. Dr. **A. E. Ortmann** und Dr. **C. Verhoeff.** Lfg. 1—82.

Sechster Band. I. Abteilung. **Fische.** Von Dr. **E. Lönnberg,** Prof. in Stockholm. Fortgesetzt von Dr. med. **G. Favaro** in Padua. Lfg. 1—31.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **E. Göppert.** Lfg. 61—75.

Druck von Metzger & Wittig in Leipzig